

N° D'ORDRE

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

POUR OBTENIR

le titre de Docteur de l'Université de Lyon
(Zoologie)

PAR

TAHIR ERTOGROUL

*Ingénieur Agronome,
Professeur à l'École d'Agriculture d'Erzindjan.*

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR LA
MUE DU VER A SOIE DU MURIER (BOMBYX
MORI LIN.)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Mai 1929 devant la Commission d'examen.

MM. C. VANEY
A. POLICARD } Membres du Jury
R. NOEL

RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES
SUR LA MUE DU VER A SOIE DU MURIER (BOMBYX MORI LIN.)

N° D'ORDRE

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

POUR OBTENIR

le titre de Docteur de l'Université de Lyon
(Zoologie)

PAR

TAHIR ERTOGROUL

*Ingénieur Agronome,
Professeur à l'Ecole d'Agriculture d'Erzindjan.*

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR LA
MUE DU VER À SOIE DU MURIER (BOMBYX
MORI LIN.)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le **Mai 1929** devant la Commission d'examen

MM. C. VANEY
A. POLICARD } Membres du Jury.
R. NOEL }

UNIVERSITÉ DE LYON — FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. DEPÉRET, O. ✱, ☉ I., ☒, Membre de l'Institut.

Assesseur

M. KÖHLER, O. ✱, ☉ I., ☒, Correspondant de l'Institut.

Professeurs honoraires

MM. VESSIOT, O. ✱, ☉ I.
GÉRARD, O. ✱, ☉ I., ☒ C. ; RIGOLLOT, ✱, ☉ I. ;
VAUTIER, ☉ I. ; LE VAVASSEUR, ✱, ☉ I.
OFFRET, ✱, ☉ I., ☒.

Professeurs titulaires

MM. DEPÉRET, O. ✱, ☉ I., ☒, Membre de l'Institut, *Géologie*.
KÖHLER, O. ✱, ☉ I., ☒, Correspondant de l'Institut, *Zoologie*.
DULAC, ✱, ☉ I., *Calcul différentiel et intégral*.
MASCART, ✱, ☉ I., ☒, *Astronomie physique*.
GRIGNARD, O. ✱, ☉ I., K P. N., Membre de l'Institut, *Chimie générale*.
SIRE, ☉ I., ☒, *Mécanique rationnelle et appliquée*.
MEUNIER, ✱, ☉ I., ☒, *Chimie industrielle*.
COUTURIER, ☉ I., ☒, *Chimie agricole*.
BEAUVIER, ✱, ☉ I., ☒, *Botanique*.
THOVERT, ✱, ☉ I., ☒, *Physique*.
CARDOT, ☉, *Physiologie générale et comparée*.
VANEY, ✱, ☉ I., ☒, *Zoologie*.
LONGCHAMON, ✱, ☒, *Minéralogie théorique et appliquée*.

Professeurs titulaires (sans chaire)

MM. LOCQUIN, ✱, ☉ I., *Chimie générale*.
JOB, ☉ I., *Chimie physique*.
DOUIN, ☉, *Botanique*.
DÉJARDIN, ☉, *Physique*.
ROMAN, ☉ I., *Géologie*.
LEMARCHANDS, ☉ I., *Chimie industrielle*.

Maîtres de conférences et Chargés de cours complémentaires

MM. EYRAUD, ☉, *Mathématiques*.
RICHE, ☉ I., *Géologie*.
BONNET, ☉ I., *Zoologie appliquée et Zootechnie*.
MAYET, ✱, ☉ I., *Anthropologie*.
PELOSSE, ☉ I., *Sériciculture*.
DONCIEUX, ☉ I., P. C. N., *supérieur*.
SEYEWETZ, ✱, ☉ I., *Matières colorantes artificielles*.
Mlle BACHRACH, ☉, *Physiologie*.

Secrétaire

Mme NÉTIEN, ☉.



A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A MA SŒUR

A MA FEMME

A MES PARENTS

A MES AMIS

A MES MAITRES

SUREYA BEY

*Ancien Professeur de Zoologie à l'Eolce Supérieure
d'Agriculture d'Halkali*

MONSIEUR A. POLICARD

*Professeur d'Histologie à la Faculté de Médecine de Lyon,
Membre de l'Académie de Médecine*

MONSIEUR C. VANEY

Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Lyon.

MONSIEUR R. NOEL

Professeur d'Histologie à la Faculté de Médecine de Lyon

MONSIEUR A. PAILLOT

*Directeur de la Station d'Entomologie
du Sud-Est de la France.*

A MON JURY

A MES MAITRES DE L'ÉCOLE SUPÉRIEURE
D'AGRICULTURE D'HALKALI

DU MÊME AUTEUR

1. — Emploi de la lumière de Wood dans le diagnostic précoce de la grasserie des vers à soie. *C. R. Acad. des Sc. T.*, 186, 1928 ; 1865.
2. — Influence favorisante de l'alimentation aux feuilles de Mûrier noir (*Morus nigra*) sur le développement de la grasserie du ver à soie. *C. R. de la Soc. Biol.* T, XCIX, 1928, 831.
3. — Sur l'origine de la membrane péritrophique chez le ver à soie. *Acad. des Sc. T.* 188, n° 9. 1929. 652.
4. — Etude cytologique des prolongements dits ciliformes des cellules de l'épithélium des tubes de Malpighi chez *Bombyx mori*, en collaboration avec M. Noël. A paraître dans les archives d'anatomie microscopique. Livre jubilaire du Prof. Henneguy.
5. — Sur l'existence de deux parties cytologiquement et physiologiquement différentes dans un tube de Malpighi du ver à soie au cours de la mue. A paraître dans la *C. R. Soc. Biol.*

AVANT-PROPOS

Au cours de la préparation de ce travail, nous avons eu la bonne fortune de recevoir l'accueil le plus hospitalier dans le laboratoire de M. le Professeur Policard, et de pouvoir y travailler sous la direction de M. Paillot, Directeur de la Station Entomologique du Sud-Est, et de M. le Professeur Noël. Que M. le Professeur Policard nous permette de lui exprimer ici toute notre reconnaissance ; grâce à lui, nous avons pu travailler dans un milieu à la fois actif et agréable, dont nous conserverons le meilleur souvenir.

Les encouragements et les conseils de M. Paillot nous ont été des plus précieux, tant ceux qu'il nous a prodigués dans son laboratoire de St-Genis-Laval, que ceux qu'il a continué à nous fournir après nous avoir fait admettre dans le laboratoire de M. le Professeur Policard. Nous l'en remercions vivement, ainsi que de l'honneur qu'il nous a fait en voulant bien se charger de la vérification de notre travail.

Nous nous rappelons avec reconnaissance des directives données par M. le Professeur Noël, qui dirige avec

M. le Docteur Paillō le centre de Recherches Cytologiques appliquées à l'Entomologie. Grâce à lui nous avons pu nous perfectionner dans la technique cytologique moderne. Nous lui adressons nos sentiments de vive gratitude.

Enfin, M. le Professeur Vaney nous a fait l'honneur de s'intéresser à nos recherches, d'en examiner les résultats et de bien vouloir accepter la présidence de notre thèse. Nous lui en exprimons notre respectueuse gratitude.

CHAPITRE PREMIER

Historique et généralités sur le phénomène de la mue.

La mue a été étudiée d'abord en 1738 par Swammerdam qui en arrive à créer la théorie de l'emboîtement des germes. Il croyait que les différentes peaux de la larve étaient emboîtées les unes dans les autres et que la larve s'en débarrassait à chaque mue. Il observe aussi la mue trachéale des larves d'abeilles.

En 1865, Herold, suivi d'autres Zoologistes, montre que chacune des nouvelles peaux se forme sous l'ancienne peau, peu de temps avant la mue.

En 1856, Angelo Maestri considère les mues comme un stade de crise et de rénovation du corps. Il dit dans son *Traité de « Frammenti Anatomici, Fisiologici e Patologici sul baco da seta »* : « Ecco a mio avviso il motivo per cui la natura ha voluto che succedessero nel verme serico delle crisi e dei nuovi cambiamenti, giacché non trovansi in armonia tutte le parti componenti il capo col restante del corpo, per l'avenuto accrescimento ».

Heintl a considéré la mue comme un simple sommeil. Les Chinois considéraient les mues comme autant d'états de jeunesse.

Cornalia est le premier auteur qui ait constaté (1856) chez le ver à soie la mue trachéale et l'existence d'un fluide exuvial entre les deux peaux pendant la mue, ainsi que la destruction de la membrane interne de l'intestin moyen dite « membrane pérित्रophique ». Cornalia prétendait que le liquide exuvial n'était pas sécrété par une glande spéciale, mais provenait de la condensation de la sueur entre les deux peaux. Cet auteur ajoute pour la mue « la muta delle pelli é una delle crisi piu gravi che possa subire il corpo del baco ; nessuno meraviglia or dunque parecchi malattie, cui esso va soggette, manifestansi piu gagliardi in quegli stanti in cui per effetto stesso delle mute il corpo del baco è reso debole, e a sua funzioni gravamente perturbate ».

En 1864, Weismann expliquait la mue des trachées par une infiltration de liquide consécutive à l'apparition préalable d'un espace interstitiel.

Après cette époque, Verson (1890) découvre chez le ver à soie les glandes exuviales et démontre que le liquide exuvial, dont l'origine est discutée par les anciens auteurs, est sécrété par elles.

Verson et Bisson (1891) étudient spécialement l'histologie des glandes exuviales qui, chez le ver à soie, jouent un rôle très important dans le mécanisme de la mue.

Après cette démonstration de Verson et Bisson, Tower (1902) a étudié chez *Leptinotarsa decemlineata* les glandes exuviales qui se trouvaient au-dessous de l'épiderme et montre que le liquide qui se forme pendant

la mue, entre les deux cuticules, est sécrété par ces glandes uni-cellulaires.

Finalement Gonin (1894) a trouvé de grandes cellules hypodermiques à la surface des segments thoraciques ; elles paraissent sécréter un liquide qui s'étale au-dessous de la cuticule au moment de la mue.

Cette existence d'un liquide au moment de la mue est signalée aussi par Bugnion et Pachard en 1892.

Enfin, les phénomènes histologiques de la mue chez le ver à soie, ont été récemment étudiés du point de vue histophysiologique par Paillot et Noël.

★

★ ★

La mue ou Ecdysis est le rejet périodique, par la larve, de la cuticule de chitine rigide qui recouvre l'épiderme et constitue, par sa rigidité, un obstacle à l'accroissement de l'Insecte.

De la sortie de l'œuf à la chrysalidation, le poids du ver à soie devient 8.000 fois plus grand, et son volume, 30 fois supérieur au volume primitif. Le tableau suivant donne une idée précise de la marche de l'accroissement de l'insecte :

	Longueur en millimètres	Poids en grammes
à la naissance	3	0,00056
au début du 2 ^e âge	7	0,007
au début du 3 ^e âge	17	0,05
au début du 4 ^e âge	27	0,5
au début du 5 ^e âge	45	1,0
en pleine croissance	90	4,0

Presque tous les auteurs classiques ont admis à la suite de Lacordaire (1834) que la raison d'être de la mue consiste dans l'accroissement de la larve. Par exemple Perez écrit que d'un point de vue général « la mue apparaît imposée, comme condition de la croissance, à tous les organismes dont l'épiderme est chitinogène ; sa signification originelle est purement physiologique. Dans les différents phylums ce phénomène se localise progressivement à des époques fixes de la vie individuelle, dont il marque des étapes régulières, et il acquiert ainsi secondairement une signification morphologique très importante. » Le même auteur signale aussi les différents processus de la mue. « A l'origine, dit-il, toutes les mues ont dû être des mues de croissance et de différenciation progressive, c'est simplement par un processus de condition embryogénique, ou de tachygénèse comme on voudra l'appeler, que certaines d'entre elles ont perdu une partie de leur signification primitive. Elles ne sont plus aujourd'hui que des mues de forme, parce qu'elles se produisent comme des rappels héréditaires, à des moments de l'ontogénèse où, l'alimentation extérieure étant supprimée, il y a par cela même inhibition de la croissance ».

Pantel (1898) trouve trois raisons expliquant la mue ; il pense que les naturalistes ont été trop exclusifs en cherchant la raison biologique de la mue dans les seules exigences de la croissance. Pour lui, une des raisons de la mue est la croissance de la larve. Pantel constate qu'entre deux mues successives de la larve du *Thirix*, la taille augmente du simple au double et il admet que la cuticule est susceptible de suivre dans des limites

très étendues le développement du corps. Pantel ajoute que des fonctions quelconques seraient tout aussi insuffisantes pour expliquer la mue, car il peut s'en accomplir d'importantes aussi bien dans les organes internes que dans les organes externes, sans intervention de la mue. Enfin, ce sont les transformations spéciales qui, portant sur le système cuticulaire, interne ou externe, doivent y faire apparaître un organe nouveau, un stigmate par exemple, ou une armature buccale d'un autre type que l'armature primitive.

Chez le ver à soie il y a, pendant la mue, outre l'accroissement de dimension de la larve et le rejet de la peau, des modifications de la structure de certains organes, par exemple la dégénérescence de l'épithélium du tube digestif moyen (cette dégénérescence se produit périodiquement à chaque mue, au moment où l'animal ne mange pas), le rejet de la cuticule dans les organes d'origine ectodermique, les modifications cytologiques d'autres organes ; mais nous observons aussi quelques modifications morphologiques de l'animal : le ver à la naissance est toujours poilu, ces poils sont de deux sortes : poils isolés et poils touffés. Après la première mue les touffés disparaissent et le ver devient plus glabre. L'hypoderme d'un ver à peine éclos contient de nombreux grains de pigments, mais, après la première mue, ce pigment diminue considérablement et le ver, dans la race du ver blanc, devient blanc. Pendant la vie larvaire de l'animal, le nombre de crochets des fausses pattes augmente, ainsi que Verson l'avait montré, dans les proportions suivantes :

Nombre de crochets aux fausses pattes :

Au 1 ^{er} âge	13-15
2 ^e	23-28
3 ^e	37-44
4 ^e	43-46
5 ^e	39-62

Le ver conserve toujours, jusqu'au moment où il devient chrysalide, la forme qu'il avait à sa naissance, seul le volume des différents organes est considérablement augmenté.

Le rejet de la peau au cours de la mue est une nécessité biologique pour l'animal : la chitine n'étant extensible que jusqu'à un certain degré, du moment où elle arrive à son extensibilité maxima, le ver, dont elle empêche la croissance, commence à muer. Si, par suite du manque d'humidité ou toute autre cause, le ver ne mue pas, la larve s'endort, reste quelque temps immobile et sans manger ; puis elle se remet à manger, mais sans rejeter la cuticule externe ; elle finit enfin par mourir quelques jours après. Ceci nous explique clairement l'importance du rejet de la cuticule externe dans l'accroissement de la larve.

Il existe, au point de vue de la mue, deux races de vers à soie : ceux à trois et ceux à quatre mues. Des vers à trois mues sont propres à l'Orient et ne s'acclimatent pas ailleurs. Ceux à quatre mues se trouvent aussi bien en Europe qu'en Orient. Nos recherches ont porté sur les vers à quatre mues.

Le temps qui s'écoule entre deux mues successives est désigné sous le nom d'âge ; il varie suivant la température. A 18-22 degrés, cette durée est de quatre jours à quatre jours et demi pour le premier âge. Après le premier âge vient la première mue, qui dure en général vingt quatre heures. Le ver mange ensuite pendant quatre ou cinq jours et entre le deuxième âge, puis effectue sa seconde mue qui dure également vingt-quatre heures. La troisième mue commence cinq ou six jours après la seconde et se prolonge pendant vingt quatre à vingt-six heures. La quatrième mue qui dure de trente-six à quarante-huit heures, commence sept ou huit jours après la troisième. Huit ou douze jours après la sortie de la quatrième mue le ver commence à monter.

A l'approche de la mue le ver perd, petit à petit sa grande voracité, cherche un endroit tranquille tout en ayant la tête relevée et le corps contracté. Ayant trouvé un lieu favorable, il se fixe par ses fausses pattes au moyen de fils de soie spécialement secrétés pour cet usage. La fixation du corps a pour effet de fournir à l'animal, au cours de la mue, un point d'appui lui permettant de se débarrasser de sa vieille cuticule. Si l'endroit est mal choisi la larve ne parvient pas à se débarrasser de sa vieille cuticule. Il est facile de s'en convaincre en posant l'animal sur une plaque de verre. Dans ces conditions le ver ne parvient pas à muer.

Après la fixation, la larve reste avec le corps relevé à partir des premières fausses pattes. A une température moyenne de 22-24°, cet état d'immobilité dure en général

24 heures pour les trois premières mues et 36-48 heures pour la suivante. De temps en temps le ver immobile se contracte et jette violemment la tête de droite et de gauche ; il se peut que ces contractions musculaires aident à la sécrétion des glandes exuviales.

Le relèvement de la tête de l'insecte a pour effet de faire couler en bas le fluide exuvial ; comme d'autre part il n'existe pas de glandes à la partie antérieure du thorax, les téguments de la tête restent secs et constituent un point de moindre résistance qui se déchire avant les autres et par où la larve commence à sortir. Vers le milieu de la mue, on voit apparaître par l'ouverture ainsi produite l'armature chitineuse triangulaire du nouvel appareil buccal, armature qui est souvent le seul indice visible de la mue. Après ce stade le ver effectue dans son ancienne peau des mouvements vermiculaires qui l'aident à se libérer. Finalement, la tête étant sortie et le ver se fixant par ses nouvelles pattes thoraciques sort peu à peu de son fourreau. Après s'être débarrassé de son ancienne peau, il reste immobile pendant un temps variable (3-6h.) en attendant que son appareil buccal acquière une rigidité suffisante. A ce stade, le ver ne mange pas. La nouvelle peau est recouverte de fluide exuvial ; ce liquide se condense bientôt et forme des cristaux qui donnent à la lumière de Wood une fluorescence très brillante. Ces cristaux tombent ensuite et le ver commence à manger ; ce phénomène marque la fin de la mue.

La mue ne consiste pas en un simple rejet de la peau ; elle est caractérisée également par une série de modifications histologiques et cytologiques que nous étudierons d'une façon détaillée.

Technique.

Pour obtenir les matériaux nécessaires à nos recherches, nous avons fait, au laboratoire d'histologie, des élevages de vers à soie dont la graine appartenait à la race indigène du Var et de Valence, à la race jaune calabraise et à la race jaune Brianza, ces deux dernières variétés étant fournies par la station expérimentale bacologique de Padoue.

Pour nous assurer que nos graines étaient saines, nous en avons effectué un examen préalable. Nous avons nourri nos vers avec des feuilles de Mûrier blanc (*Morus alba*) provenant de St-Genis-Laval, du jardin botanique de Lyon et du Parc de la Tête d'Or. En vue d'obtenir des matériaux normaux, les vers ont reçu tous les soins d'éducation rationnelle. Nous avons fixé les vers aux différents stades : avant, au début, pendant et après la mue. Les vers étaient fixés de six heures en six heures pendant la mue. Nous avons utilisé comparativement différentes méthodes de fixation et de coloration afin de pouvoir contrôler les unes par les autres.

Fixation :

I. Mélange de Bouin :

Formol commercial	10	volumes
Acide picrique saturé	30	»
Acide acétique cristallisable	2	»

II. Mélange de Carnoy :

Chloroforme	3 volumes.
Alcool absolu	6 »
Acide acétique cristallisable	1 »

III. Méthode mitochondriale :

A) Liquide de Regaud :

La méthode de Regaud comprend deux temps :

1° La fixation proprement dite qui s'effectue dans le mélange suivant :

Solution aqueuse de bichromate de K à 3 % :	80 parties
Formol commercial :	20 »

Les vers restent six jours dans ce liquide qu'on change chaque fois qu'il se trouble.

2° La postchromisation qui se fait dans un bain de bichromate de K à 3 % et dont la durée est de 4 à 5 semaines environ.

B) Formol salé :

Solution physiologique (NaCl à 9 0/00)	80 parties
Formol commercial	20 » •

Les vers peuvent y séjourner indéfiniment ; la postchromisation s'effectue comme dans la méthode précédente ; ce mélange peut être utilisé aussi pour la recherche des graisses.

Par suite de la présence de chitine qui s'oppose à la pénétration du fixateur, la fixation ne réussit pleinement qu'à condition de suivre la technique suivante :

Les vers sont fixés dorsalement sur une lame de liège au moyen de deux petites épingles, l'une fixée dans la

tête, l'autre dans l'extrémité anale, ils sont ouverts ensuite ventralement de la tête à la queue ; la peau est rabattue de chaque côté, maintenue également par des épingles ; on renverse enfin le tout sur le mélange fixateur ; au bout de quelques minutes, le ver est suffisamment rigide pour être détaché de son support ; il est immergé dans un flacon bouché à l'émeri et rempli de liquide fixateur ; on l'immobilise au moyen d'un tampon de coton hydrophile.

IV. Alcool absolu :

Utilisé pour la recherche du glycogène ; les pièces y séjournent six jours et sont ensuite incluses à la paraffine.

Coloration :

1. Hémalum-éosine ; méthode courante ;
2. Hématoxyline au fer de Heidenhein ;
3. Méthode de Kull pour la détection des mitochondries.

Cette dernière méthode comprend :

A. Déparaffinage des coupes, collodionnage, lavage à l'eau courante, coloration à chaud à la fuchsine acide anilinée (solution à 20 % de fuchsine acide dans une solution saturée d'huile d'aniline soigneusement filtrée), chauffer jusqu'à émission de vapeurs, laisser refroidir, puis chauffer de nouveau ; répéter l'opération quatre fois.

B. Lavage à l'eau distillée jusqu'à complète décoloration de l'eau de lavage.

C. Coloration rapide par le bleu de toluidine à 0,5 % pendant 20 ou 30 secondes ou par la thionine phéniquée pendant 50-60 secondes ;

D. Lavage à l'eau distillée ;

E. Différencier dans une solution faible d'aurantia (solution à 0,5 % dans l'alcool à 70°) ; on verse le colorant sur la lame et on laisse agir 40-50 secondes ; on arrête la différenciation par lavage à l'alcool à 90° ;

F. Déshydratation et montage au baume.

4. Sudan III pour la coloration des graisses.

Cette méthode est ordinairement utilisée sur des coupes faites au microtome à congélation. Mais, dans le cas des insectes, cette technique de coupe présente l'inconvénient de dissocier les tissus qui perdent leurs connexions et de provoquer ainsi la disparition au moins partielle des graisses dont la quantité réelle ne peut plus être évaluée ; nous ne l'avons donc pas utilisée. Le tissu adipeux, prélevé minutieusement avec des pinces, sur des vers préalablement fixés au formol salé, a été coloré par le Soudan III ou le Scharlach. Nous avons utilisé aussi les vapeurs d'acide osmique.

5. Liquide de Lugol :

Eau distillée	200 cm.
Iode K	2 gr.
Iode	1 gr.

A été utilisé pour la recherche du glycogène.

CHAPITRE II

Téguments et glandes exuviales.

Nous rappelons qu'on désigne classiquement en Zoologie sous le nom d'*hypoderme* la couche de cellules situées sous la cuticule chitineuse de surface. Pour certains histologistes, cette couche serait dénommée mieux *épiderme*. C'est là une question de définition ; nous utilisons dans ce travail l'expression *hypoderme* et cellule hypodermique.

1) ETAT NORMAL

Comme chez tous les insectes, les téguments du ver à soie comprennent une couche épidermique, souvent improprement appelée hypoderme et qui est recouverte par une couche superficielle de chitine ; cette couche chitineuse peut elle-même se diviser en deux parties : une région superficielle plus ou moins hérissée de pointes, homogène et fuchsinophile et une région interne présentant une structure lamellaire plus ou moins régu-

lière et qui se colore très faiblement avec les colorants basiques.

La couche hypodermique comprend trois sortes d'éléments : des cellules épithéliales, des cellules à poils et des cellules glandulaires dont le fonctionnement est mal connu.

La forme des cellules épithéliales varie selon l'épaisseur de chitine qui les surmonte et leur position sur le corps de l'animal. Elles sont aplaties dans la région de séparation des segments et presque cubiques sur la portion superficielle des segments abdominaux et thoraciques. Enfin elles deviennent presque cylindriques dans les régions surmontées d'une forte épaisseur de chitine.

Ces cellules contiennent un cytoplasme clair, parsemé de chondriosomes filamenteux de deux catégories : 1° des éléments uniformément calibrés, longs et flexueux et des chaînettes de granulations identiques les unes aux autres ; 2° des mitochondries granuleuses isolées.

Le pôle apical de certaines cellules montre de très nombreuses édifications pigmentaires d'une teinte jaune verdâtre, de forme arrondie. Paillot et Noël ont montré que ces édifications pigmentaires étaient d'origine mitochondriale, que le pigment se condensait autour des mitochondries granuleuses qui jouent ainsi le rôle d'organites élaborateurs. Le noyau des cellules épithéliales situé au centre de la cellule a une forme arrondie, il renferme de la chromatine régulièrement parsemée et trois ou quatre nucléoles arrondies et fuchsinophiles.

2) PENDANT LA MUE

Au début de la mue :

Vers la sixième heure, la couche chitineuse commence à se séparer d'abord dans la partie antérieure du corps, partie limitée en arrière par les fausses pattes et relevée vers le haut. C'est, du reste, dans cette région du corps que fonctionnent, comme nous le montrerons plus loin, les glandes exuviales. On rencontre à ce moment de nombreuses mitoses dans tout l'hypoderme. C'est cette multiplication cellulaire qui entraîne le rejet de la couche chitineuse. Elle est suivie d'un envahissement, par le liquide exuvial, du vide existant entre l'épiderme et la couche chitineuse rejetée.

Au cours de la mue, on voit, nous venons de le dire, une grande quantité de mitoses dont le résultat est d'augmenter la surface de l'épiderme ; celui-ci ne pouvant augmenter de longueur, parce qu'il est limité par une couche rigide de chitine, se plie. A ce moment, le ver cesse de manger, se fixe par ses fausses pattes abdominales avec des fils de soie sécrétés spécialement, et relève la tête pendant que sa région thoracique reste immobile.

La chitine, étant rigide, ne suit pas le mouvement et se sépare de l'hypoderme ; l'espace ainsi produit est rempli par la sécrétion des glandes exuviales.

Les glandes exuviales, leur rôle.

Cornalia (1856) a signalé chez le ver à soie l'existence d'un liquide qui, au cours de la mue, s'interpose entre l'ancienne et la nouvelle cuticule, mais il ne croyait pas que ce liquide fût sécrété par les glandes ; il le considérait comme une condensation de la transpiration. Newport, Weismann (1864) firent la même constatation chez certaines chenilles. Verson et Bisson (1891), chez le ver à soie ; Tower (1892), chez le *Leptinotarsa decemlineata* ; Gonin (1894) chez la chenille de *Pieris brassicæ*, décrivent des glandes spéciales qui jouent un rôle important dans la sécrétion de ce liquide ; ce sont les glandes de la mue ou hypodermiques. En 1897, Bugnion et Packard signalent un liquide coagulable par certains réactifs et qui couvre entièrement, ou presque entièrement, la surface de la larve au moment de la mue. En même temps ces auteurs ont remarqué de grandes cellules situées dans la région comprise entre la tête et les segments thoraciques, sans les considérer comme de vraies glandes unicellulaires. Pour eux le liquide sécrété provient de l'hypoderme des diverses régions du corps.

Les glandes exuviales chez le ver à soie, au cours de la vie larvaire sont invariablement au nombre de 15 paires. Elles diminuent, selon Verson, de deux paires entre le stade de chrysalide et l'apparition du papillon.

Les glandes exuviales sont disposées au nombre de deux paires par segment dans des anneaux du thorax, et une paire par segment dans les sept premiers anneaux abdominaux et de deux paires dans le huitième segment. Dans chaque segment thoracique, les deux paires de glandes exuviales comprennent une paire supérieure et une paire inférieure. Les glandes de la région thoracique supérieure débouchent en avant et au-dessus des stigmates ; les glandes inférieures s'ouvrent à la base extérieure des vraies pattes

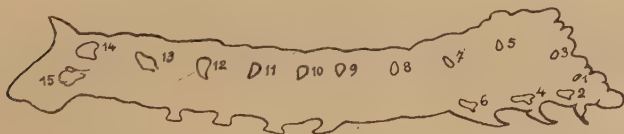


FIG. 1. — Schéma de la distribution des glandes exuviales chez le ver à soie.

Les sept premières paires abdominales se comportent exactement comme les thoraciques supérieures ; l'une des deux paires du huitième segment abdominal se comporte comme les autres glandes abdominales ; tandis que la seconde débouche en arrière des stigmates correspondants (fig. 1).

Les glandes exuviales sont des glandes unicellulaires qui se distinguent déjà dans l'embryon des autres cellules épidermiques par leur taille et leur noyau volumineux. Elles possèdent un canal excréteur formé de deux grandes cellules chitinogènes et situé entre les cellules hypodermiques. La glande proprement dite renferme un cytoplasme plus ou moins vacuolaire suivant son état de fonctionnement et un noyau situé au centre

de la glande qui contient beaucoup de grains de chromatine et plusieurs nucléoles.

Au centre la cellule figure une cavité ramifiée dans laquelle se trouve un liquide contenant en suspension des granulations la chromatine.

Le protoplasma des deux cellules du canal excréteur, homogène et plus dense que celui de la glande proprement dite, offre un aspect spongieux, dont les alvéoles



FIG. 2. — Aspect d'une glande exuviale thoracique à l'état de repos.

renferment des édifications fuchsinophiles au cours de la mue. S'agit-il ici comme dans les glandes séricigènes d'une émission nucléaire dans le cytoplasme ? Il est difficile de répondre à cette question, parce que ces enclaves ne varient pas au cours du fonctionnement de la glande. Le noyau est très volumineux, ovale ou arrondi, et contient des grains de chromatine très fins, très serrés et un nombre variable (2-6) de nucléoles fuchsinophiles.

La lumière du canal excréteur est bordée d'une couche de chitine rigide, disposée en spirale et qui est rejetée à chaque mue.

L'aspect de la glande proprement dite varie suivant son état de fonctionnement. Nous l'étudierons en dehors de la mue, au début de la mue et au sortir de la mue.

a) LES GLANDES EXUVIALES

EN DEHORS DE LA MUE

Le cytoplasme de la glande ne présente pas un aspect homogène. Il est condensé autour du noyau et prend un aspect strié provenant de l'évacuation des vacuoles. Il renferme des chondriocontes en bâtonnets courts et des grains mitochondriaux dispersés irrégulièrement dans le cytoplasme. Le noyau contient des grains très nets de chromatine qui n'entrent pas en contact avec la membrane nucléaire ; ainsi que nous l'avons déjà dit, l'espace qui les sépare contient un liquide jaunâtre que les réactifs coagulent. Les nucléoles fuchsinophiles assez nombreux sont de taille variable et de forme irrégulière (fig. 3, n° 1).

Les deux cellules du canal excréteur ne renferment aucune inclusion et leur protoplasme est plus colorable que celui des glandes proprement dites ; elles possèdent des chondriocontes en bâtonnets très courts, et peu de grains mitochondriaux essaimés dans tout le protoplasme.

Les glandes exuviales abdominales sont allongées sous l'hypoderme et ont une forme globuleuse, tandis

que les glandes thoraciques conservent leur forme naturelle avec des vacuoles vides.

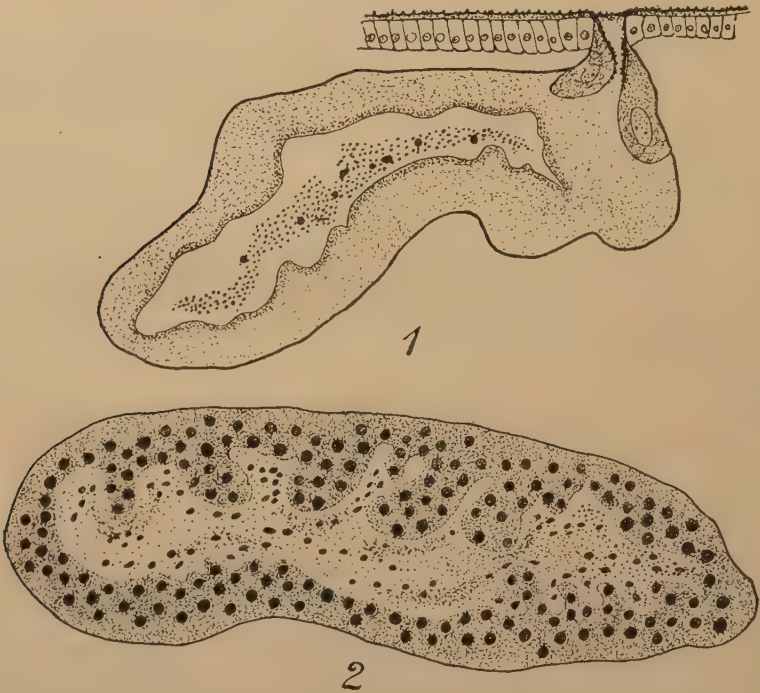


FIG. 3, n° 1. — Aspect d'une glande exuviale abdominale en dehors de la mue. N° 2. Glande exuviale au début de son fonctionnement.

b) LES GLANDES EXUVIALES

AU DÉBUT DE LA MUE

Quand la mue approche, les glandes exuviales augmentent de volume; leur cytoplasme se vacuolise d'abord à la périphérie puis, de plus en plus vers le centre. Ces vacuoles renferment des gros grains de sécrétion très

fuchsinophiles dans les vacuoles périphériques, mais moins fuchsinophiles dans celles du centre (fig. 4, n° 2).

L'évolution de la glande exuviale avançant, le protoplasme émet vers le noyau des protubérances de plus en plus volumineuses. Ces diverticules protoplasmiques provoquent la ramification du noyau. A ce stade le cytoplasme contient deux sortes de chondriosomes : 1° des chondriocontes longs, situés entre les vacuoles et de courts bâtonnets; 2° des grains mitochondriaux accumulés autour des vacuoles. On ne rencontre pas de formes de passage. Par conséquent le chondriome ne paraît avoir avec la sécrétion que des relations indirectes.

Les prolongements protoplasmiques avancent de plus en plus, le noyau se rétrécit et présente des ramifications situées entre les protubérances protoplasmiques. Il arrive un moment où les ramifications nucléaires deviennent si minces que les protubérances protoplasmiques arrivent presque en contact les unes des autres (fig. 4, n° 3).

Les vacuoles augmentent de volume et de nombre au point de ne laisser entre elles que de très minces travées protoplasmiques. Toute limite nette disparaît entre le noyau et le protoplasma. Les granulations chromatiques sont dispersées dans la cavité centrale entre les protubérances protoplasmiques et mélangées avec le liquide énigmatique dont il a été question plus haut. On rencontre un nombre considérable de nucléoles de formes diverses.

A ce stade les glandes thoraciques ont déjà parcouru ce cycle évolutif et même effectué leur sécrétion.

Vers la sixième heure de la mue, les glandes abdomi-

nales commencent à sécréter ; les vacuoles se vident, et se transforment en éléments allongés qui creusent irrégulièrement le cytoplasme (fig. 4, n° 4). Le noyau reste ramifié. Ce stade correspond à la fin de la mue.

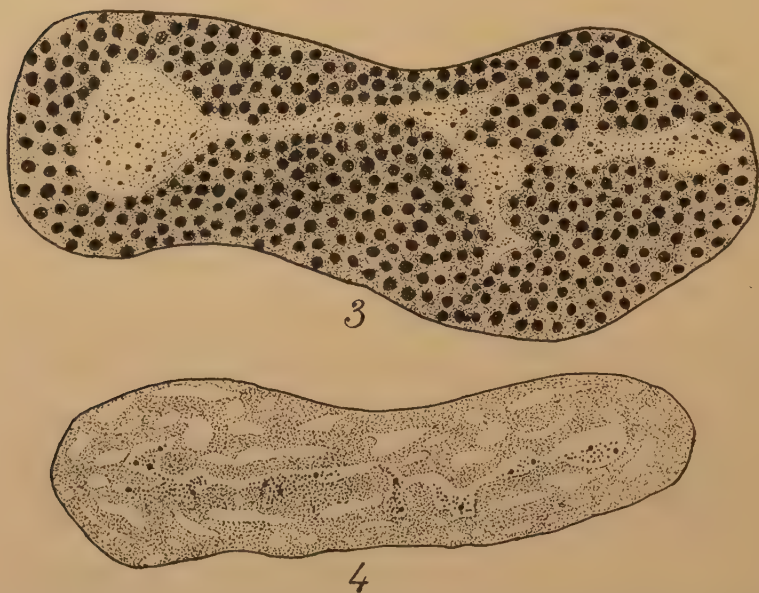


FIG. 4, n° 3. — Un stade plus avancé du fonctionnement de la glande exuviale. N° 4. Glandes exuviales après la sécrétion.

Le cycle évolutif sécrétoire de la glande a ainsi pris fin et nous avons de nouveau l'aspect présenté par la figure 3, n° 1).

A la douzième heure de la mue, toutes les glandes exuviales, sauf celles du huitième segment abdominal, sont entrées en fonction ; tandis que les glandes thoraciques ont déjà achevé leur sécrétion, celles du huitième

tième segment ne sécrètent que pendant une période indéterminée, mais toujours après les autres.

3) HYPODERME AU MILIEU DE LA MUE

Comme nous l'avons déjà dit, le rejet de l'ancienne chitine est suivi d'une formation nouvelle de cette substance.

Le problème de l'origine de la chitine a déjà été étudié par plusieurs auteurs. Il a été résolu par eux de deux façons : certains considèrent la chitine comme sécrétée par les cellules épidermiques à l'état liquide ou semi-liquide, puis durcie en un revêtement solide ; d'autres croient à une transformation spéciale de la couche superficielle du protoplasma.

En 1843, C. Schmidt reconnut l'existence d'un hypoderme cellulaire situé sous la couche chitineuse et lui donna le nom de matrice. Haeckel (1857) étudiant l'écrevisse dit que la carapace est une sécrétion durcie de la matière épithéliale. Kolliker (1858) arrive aux mêmes conclusions que Haeckel. Williamson (1860), sans reconnaître la présence de l'épithélium chitinogène, mais ayant cru voir une membrane basale interposée entre la carapace et le derme sous-jacent, croit que la chitine sécrétée à l'état liquide par ce derme traverse par exosmose la membrane basale pour se durcir extérieurement en un exosquelette. Huxley (1880) écrit dans son livre sur l'Ecrevisse : « l'exosquelette entier de l'écrevisse est, en réalité, produit par les cellules situées au-dessous de lui, soit qu'elles exsudent une substance

chitineuse qui se durcit ensuite, soit, ce qui est plus probable, que la zone superficielle du corps cellulaire subisse une métamorphose chimique qui la transforme en chitine. » Cet auteur, le premier, émit l'idée que la matière chitineuse pouvait avoir comme origine un processus différent d'une sécrétion ordinaire. Cette hypothèse est adoptée par Vitzou, dans son mémoire sur les téguments des Crustacés décapodes (1882) : le processus de formation des couches chitineuses, dit cet auteur, « consiste dans l'épaississement successif de la portion supérieure des cellules de l'épithélium chitinogène, qui se sépare du corps cellulaire » et il ajoute : « ce processus de nature chimique consiste dans la transformation des matières albuminoïdes en chitine ». Carnoy (1884), Van Gehuchten (1890), Balbiani (1890), admettent que les cuticules et les membranes cuticulaires ne sont pas des produits de sécrétion des cellules épithéliales sous-jacentes, mais proviennent de la différenciation, à la fois physique et chimique, du protoplasme de ces cellules. Pour Bordas (1890) : « l'intima n'est pas une sécrétion, mais bien une différenciation du bord interne cytoplasmique ». Pour la reconstitution de la cuticule, après la mue, chez les larves de *Tenebrio molitor*, Querton (1899) admet que les cellules hypodermiques sont le siège d'une sécrétion « dont le produit, d'abord contenu dans des vacuoles des cellules, est éliminé progressivement par ces dernières au fur et à mesure que s'épaissit la cuticule » ; tandis que Vignon (1901) trouve que la formation de la cuticule de l'œsophage des mêmes larves est le résultat d'une émission de liquide et d'une condensation immédiate de chitine hors de la cellule » ;

Chatin (1892), étudiant la formation de la cuticule chez les jeunes larves de Libellules décrit les transformations du protoplasme en strates chitinifiées.

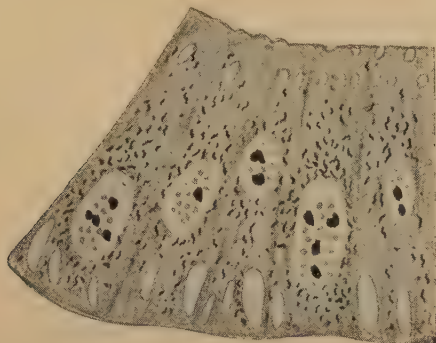


FIG. 5. — Formation des vacuoles dans les cellules hypodermiques après le détachement de l'ancienne couche chitineuse, pour former la nouvelle couche chitineuse. Les vacuoles basales sont orientées vers la partie apicale de la cellule et quelques-unes s'ouvrent à la surface.

Fixation Regaud ; coloration de Kull.

Nos études sur la reconstitution de la cuticule pendant la mue sont en accord avec celles de Querton et Vignon et différentes de cellules obtenues par d'autres auteurs qui croient à une transformation superficielle de la cellule hypodermique.

Vers la douzième heure de la mue (26-30 h. de la mue), on constate que les chondriocentes des cellules épithéliales, jusqu'alors éparés dans le cytoplasme, émigrent vers la partie apicale ; on ne voit plus, dans la partie basale, que des grains mitochondriaux. Les vacuoles produits dans la partie basale des cellules sont orientées vers la partie apicale de la cellule (fig. 5). Dès

qu'elles y sont parvenues, elles s'ouvrent à la surface où leur contenu forme une mince couche de chitine. A ce stade les chondriocontes qui se trouvaient à la partie apicale de la cellule se dispersent dans le protoplasme même ; en même temps on voit une légère condensation mitochondriale autour du noyau.



FIG. 6. — Plissement de l'épithélium sous-cuticulaire pendant la mue à la suite d'une multiplication active. ch) couche chitineuse ; d) couche lamelleuse ; s) fluide exuvial entre les deux couches chitineuses.

La mince couche chitineuse sécrétée par les vacuoles devient rigide au contact du fluide exuvial ; elle prend un aspect hérissé sous l'influence d'une nouvelle émission de liquide. La couche chitineuse s'épaissit graduellement par suite du fonctionnement de nouvelles petites vacuoles apicales. La première couche de chitine sécrétée par des grosses vacuoles devient fuchsinophile, tandis que la couche située en dessous de celle-ci est moins colorable et présente une structure lamelleuse plus ou moins régulière

Les couches lamelleuses augmentent en nombre et donnent ainsi une épaisseur plus grande à l'ensemble de la couche de chitine.

La vieille couche chitineuse n'est pas encore rejetée, alors que les cellules sous-jacentes augmentent de taille, de volume et de nombre, celle-ci se plisse (fig. 6) ; ce plissement est un caractère important pour le développement du ver après le rejet de l'ancienne cuticule.

Le ver est plus court au sortir de la mue qu'au début de celle-ci ; il ne se développe que pendant le temps qui s'écoule entre le premier repas et la mue qui suit. Ceci nous montre que la nouvelle couche est à ce moment extensible jusqu'à un certain point.

Le tableau suivant montre l'évolution de la cellule hypodermique et le grossissement de la couche chitineuse pendant la vie larvaire de l'animal :

Hypoderme

A l'éclosion	I ^{er} âge		II ^e âge		III ^e âge		IV ^e âge		V ^e âge	
	H.	L.	H.	L.	H.	L.	H.	L.	H.	L.
2-3 μ	11	6	16	7	18	10	23	12	25	13

Cuticule

A l'éclosion	I ^{er} âge	II ^e âge	III ^e âge	IV ^e âge	V ^e âge
2-3 μ	5	8	11	15	20

c) CONSIDÉRATIONS SUR L'HISTOPHYSIOLOGIE DE LA GLANDE EXUVIALE

Immédiatement après le rejet de l'ancienne cuticule, la surface du corps de l'animal est recouverte d'un liquide qui devient de plus en plus dense et finit par se

transformer en cristaux. Ces cristaux ont une fluorescence très claire à la lumière de Wood. Au microscope, ces cristaux apparaissent constitués comme ceux des tubes de Malpighi d'un mélange d'oxalates, d'urates et de carbonates.

Le manque de matière ne nous a pas permis de faire une analyse chimique de ces cristaux. Toutefois, en traitant les vieilles peaux rejetées par le carbonate de lithine qui dissout les urates, nous avons obtenu des cristaux caractéristiques d'urates de lithine. Il est donc démontré que les glandes exuviales fonctionnent pendant la mue de la même façon que les tubes de Malpighi.

Pour Verson, les glandes exuviales excrètent pendant les quatre premiers âges des oxalates et ensuite des urates ; les tubes de Malpighi fonctionnent de la même façon. Verson en conclut qu'il existe une relation entre les glandes exuviales et les glandes de Malpighi. Pour cet auteur, les glandes exuviales remplacent physiologiquement pendant la mue les tubes de Malpighi remplis, à ce moment, de cristaux qui suspendent leur fonctionnement.

Nos recherches ne concordent pas avec cette manière de voir. En effet, les glandes exuviales et les tubes de Malpighi excrètent à tous les âges un mélange d'oxalates et d'urates, sans que l'apparition d'une de ces substances précède ou suive celle de l'autre. De plus, nous allons le démontrer en détail dans le chapitre concernant les tubes de Malpighi, ceux-ci présentent pendant la mue une alternance régulière de fonctionnement et de repos, de telle sorte qu'il ne peut pas être question de leur remplacement par les glandes exuviales.

Le fluide exuvial contenant des urates et des oxalates est donc un produit d'excrétion et non de sécrétion. Par conséquent les glandes exuviales fonctionnent, pendant la mue, comme des glandes d'excrétion, servant en même temps, pour le mécanisme de la mue, au rejet de l'ancienne chitine hypodermique.

Mode d'insertion du muscle.

On sait que les muscles, chez les insectes, s'insèrent directement sur la couche chitineuse. D'après Weismann et Viallanes, les cellules hypodermiques ne s'écartent point pour livrer passage à leurs chefs d'insertion, aux muscles, mais ceux-ci s'attachent simplement sur l'épiderme. Cette manière de voir est critiquée par Pantel. Selon cet auteur, chez le *Thrixion halidayanum*, le mode d'insertion des muscles est cuticulaire, mais non hypodermique. Blanc, chez le vers à soie, admet qu'au point d'insertion des fibres musculaires les cellules de l'épiderme présentent des modifications ; elles deviennent très plates, très larges et au nombre de deux ou de trois, formant une sorte de calotte qui coiffe l'extrémité de la fibre et s'interpose entre elle et celle de la chitine.

Nos observations chez le ver à soie nous ont donné les mêmes résultats qu'à Pantel. Les fibres musculaires, au voisinage de l'hypoderme, présentent un caractère tout à fait spécial. Toutes les fibres musculaires qui viennent s'insérer sur la cuticule passent directement à travers la couche hypodermique. Ce mode de passage se voit aussi bien dans des coupes faites parallèlement à la surface de l'hypoderme que dans les coupes ordinaires. Au niveau de passage, les fibres sont toujours moins colorables et plus grosses que les fibres musculaires proprement dites. A leur extrémité, les fibres se réunissent entre elles et forment un paquet presque incolore, qui s'insère sur la chitine. Suivant Berlese, cette partie du muscle renferme seule de la chitine, car elle résiste à l'action d'alcalis puissants, alors que le reste de la musculature disparaît sous l'action de ces réactifs. Cette partie est spécialement modifiée pour servir d'insertion solide du muscle sur la cuticule et fonctionne physiologiquement comme un tendon.

En dehors de la mue, ce tendon est, comme du reste toute la larve, recouvert d'une couche chitineuse. Au moment de la mue, la cuticule se détache en entier du tendon et celui-ci reste complètement nu, jusqu'à ce que la nouvelle formation de chitine s'achève. Pendant le détachement de la cuticule de l'épiderme, on constate que la cuticule au niveau des tendons reste plus adhérente que partout ailleurs ; ce fait nous montre que le tendon s'insère directement sur la cuticule. Un problème se pose ici : c'est de savoir comment se forme la nouvelle couche chitineuse au niveau de l'insertion des muscles. Suivant Weismann et Viallanes, les mus-

cles s'attacheraient seulement aux cellules hypodermiques, de sorte que, au moment de la mue, la nouvelle cuticule peut se former d'une façon continue entre l'ancienne cuticule et l'hypoderme, sans que les points d'insertion des muscles se trouvent modifiés.

Les phénomènes ne se passent pas ainsi chez le ver à soie. D'abord le point d'insertion du muscle est toujours cuticulaire et non hypodermique ; en outre, le tendon après le rejet de la chitine reste nu comme toutes les cellules hypodermiques. Ainsi que nous l'avons déjà montré, lorsque commence la nouvelle formation de chitine, par émission de liquide sécrété par des cellules hypodermiques, ce liquide s'étend irrégulièrement sur les cellules hypodermiques et sur le tendon. A un certain moment, ce liquide se condense, fournit de la chitine qui prend, à la surface des cellules hypodermiques, un aspect hérissé sous l'influence d'une nouvelle émission de liquide, sauf au niveau du tendon où il reste uni. La chitine ainsi nouvellement formée au niveau du tendon s'épaissit en même temps que la couche superficielle, mais garde toujours un aspect particulier.

Cette observation nous montre que le tendon n'est pas capable de se transformer en cuticule ou de sécréter la chitine ; au contraire, la chitine est sécrétée par les cellules hypodermiques et forme ainsi une cuticule en s'étendant sur le tendon. Ce mode de formation confirme une fois de plus le fait que la cuticule nouvellement formée provient non pas de la transformation de la partie superficielle des cellules hypodermiques, mais qu'elle est formée par une émission de liquide élaboré dans les cellules hypodermiques elles-mêmes.

Poils.

On trouve à la surface de l'épiderme du ver à soie, comme chez tous les insectes, les poils constitués par des cellules spéciales situées entre les cellules hypodermiques. Les cellules à poils de la tête du ver à soie sont considérées par Blanc comme des cellules glandulaires, glandes pileuses, qui jouent un rôle important pendant la mue en sécrétant un liquide qui semble se déverser entre l'hypoderme et la couche chitineuse pour servir au décollement de ces deux couches ; il ne parle pas de la régénération du poil pendant chaque mue. Les cellules à poils sont pyriformes, plus grandes que les cellules épidermiques et s'enfoncent assez fortement dans le tissu sous-jacent qui est appelé par Blanc « appareil pileux ». Dans leur partie apicale, le protoplasma présente un aspect strié et blanc, bien différencié de l'autre partie de la cellule qui forme la bulbe du poil. Vers l'extrémité effilée de la cellule on trouve un prolongement d'un canalicule du revêtement chitineux qui forme la région centrale du poil. Celle-ci est toujours acidophile, tandis que le revêtement lui-même ne prend pas de coloration. Le protoplasma de la cellule à poil est, en général, plus dense que celui des autres cellules hypodermiques. Il contient de nombreux grains mitochondriaux, dispersés dans toute l'étendue du pro-

toplasma et, en quantité moindre, des chondriocentes. Le noyau de la cellule à poil est assez volumineux et occupe la majeure partie de la masse de la cellule. Il contient de nombreux grains de chromatine et plusieurs nucléoles fuchsinophiles.

Au moment de la mue, lorsque la vieille cuticule se détache de l'hypoderme, les poils se détachent en même temps qu'elle, tout en y adhérant, de sorte que les cellules à poils restent complètement nues, comme toutes les autres cellules hypodermiques.

Pendant la mue, il se produit le phénomène de régénération des poils ; lorsque les cellules hypodermiques commencent à sécréter la chitine à l'état liquide, celle-ci s'étale sur toute la surface de la cellule épidermique, ainsi que sur les cellules à poils. La chitine ainsi formée sur la cellule à poils, s'épaissit et prend un aspect uni comme elle le faisait au niveau du tendon. Après quelque temps, la partie apicale de la cellule à poil, commence à se prolonger et à repousser la couche chitineuse qui la revêt : un peu plus tard ce développement s'avance et la couche chitineuse prend un aspect en dôme. Quand la chitine atteint son extensibilité maxima, le poil qui se trouve en pleine croissance, la perce et sort en dehors du corps en continuant à se développer entre les deux couches chitineuses, jusqu'à ce que le ver se débarrasse de l'ancienne cuticule.

On ne voit, au moment de la régénération du poil, aucune sécrétion spéciale pour servir au décollement de deux couches, comme le décrit Blanc, donc on peut

conclure que les cellules à poils ne sont pas des glandes, mais sont physiologiquement des organes sensitifs.

Après le rejet de l'ancienne cuticule, les poils prennent leur aspect normal et la chitine qui les entoure, forme une alvéole ou une *couronne*.

CHAPITRE III

Tube digestif.

Le tube digestif du ver à soie occupe la majeure partie de la cavité générale du ver. On peut y distinguer trois régions : l'intestin antérieur (Stomodeum), l'intestin moyen, (mesenteron), l'intestin postérieur (proctodeum).

L'intestin antérieur, relativement court et de diamètre réduit, comprend le pharynx et l'œsophage. L'intestin moyen et l'intestin postérieur comprennent chacun trois régions. C'est l'intestin moyen qui est la portion la plus importante du tube digestif.

INTESTIN ANTERIEUR

PHARYNX :

Le pharynx va de l'extrémité de la tête jusqu'à l'œsophage. C'est un canal court et étroit, à parois cons-

tituées par un épithélium doublé d'une couche chitineuse avec épines et qui se prolonge jusqu'à la cavité buccale.



FIG. 7. — Coupe demi-schématique du tube digestif d'un ver à soie au début du troisième âge. (D'après Paillot).

La couche chitineuse est mince, neutrophile ; la partie antérieure est munie de fortes épines à pointes dirigées vers l'arrière et très fuchsinophiles. Les cellules épithé-

liales sont pavimenteuses et contiennent un noyau légèrement aplati ou arrondi ; leur cytoplasme, parfois vacuolaire, renferme des chondriocontes de longueur réduite, fréquemment concentrés dans la région périnucléaire.

ŒSOPHAGE

L'œsophage est peu différencié, il a d'abord le même calibre que le pharynx puis il prend une forme en entonnoir. Il se compose de deux couches : un épithélium et une couche chitineuse. Les cellules de l'épithélium sont pavimenteuses dans la portion cylindrique et aplaties dans la portion dilatée de l'œsophage. Le protoplasme des cellules épithéliales est peu dense, souvent vacuolaire ; il présente un chondriome abondant, formé de fins chondriocontes relativement courts et épars çà et là dans le protoplasme.

L'épithélium œsophagien forme, avant de rejoindre l'épithélium de l'intestin moyen, un repli qui s'enfonce dans celui-ci et forme une valvule dite *valvule cardiaque* qui s'oppose au reflux des aliments.

La couche chitineuse s'amincit considérablement à mesure que l'on se rapproche de l'intestin moyen.

INTESTIN MOYEN

Il comprend trois régions différentes tant au point de vue fonctionnel qu'au point de vue cytologique. Ces trois parties sont : le mésointestin antérieur, le méso-

intestin moyen et le mésointestin postérieur qui constituent chacun $1/3$ de l'intestin moyen.

MÉSINTESTIN ANTÉRIEUR

Formé de grandes cellules cylindriques serrées les unes contre les autres, ces cellules sont plus ou moins petites dans la partie antérieure et présentent les caractères de cellules embryonnaires ; elles sont presque dépourvues de plateau et ne participent pas à la sécrétion ; leur taille augmente vers la valvule cardiaque et leur activité sécrétoire augmente vers la partie moyenne de l'intestin. Les cellules à caractères embryonnaires forment le disque imaginal d'accroissement antérieur du tube digestif. La structure des cellules sécrétrices varie selon leur état fonctionnel. Le chondriome des cellules est très abondant dans la région antérieure ; il est constitué par de grands chondriocentes orientés suivant le grand axe de la cellule. Dans la partie distale de la cellule, l'orientation change et les chondriosomes se fragmentent. Leur noyau est ovale, assez volumineux et sa situation varie avec l'état fonctionnel de la cellule.

MÉSINTESTIN MOYEN

On y distingue trois types de cellules : cellules cylindriques, cellules caliciformes et cellules de remplacement. Les cellules cylindriques et les cellules caliciformes ne sont très vraisemblablement que deux états fonctionnels d'un même élément, bien que l'opinion contraire ait été également émise..

Les cellules cylindriques sont situées entre les cellules caliciformes ; elles sont longues et pourvues à leur partie apicale d'un plateau strié. Leur aspect change suivant le stade fonctionnel. Au début de l'activité sécrétoire elles deviennent assez grosses ; leur cytoplasme dans la partie basale est dense et contient des longs chondriocontes disposés en files rectilignes ; dans la partie apicale de la cellule le protoplasme est moins dense et vacuolaire ; on y trouve des grains mitochondriaux, dispersés dans tout le pôle apical. Leur noyau, allongé suivant le grand axe de la cellule, contient en abondance des grains de chromatine et plusieurs nucléoles arrondis. Au moment de la sécrétion, le noyau monte vers la partie apicale et diminue de volume après l'acte sécrétoire. Enfin après le fonctionnement, la cellule cylindrique devient plus vacuolaire et le noyau apparaît, en général, vers la partie basale de la cellule.

Les cellules caliciformes renferment une grande vacuole ciliée intérieurement ; elles sont pourvues aussi d'un plateau strié ; le noyau, relativement petit, est situé en général à la base de la vacuole ; celle-ci ne renferme aucune substance susceptible d'être considérée comme un produit de sécrétion.

MÉSINTESTIN POSTÉRIEUR

Comprend dans sa région antérieure des cellules cylindriques et des cellules caliciformes. La partie postérieure ne comprend plus, elle, que des cellules cylindriques, plus ou moins allongées, à caractères embryonnaires. Ces cellules constituent le disque imaginal postérieur d'accroissement du tube digestif.

Les cellules de remplacement sont de petits éléments à caractères embryonnaires, faisant saillie dans le cytoplasme indivis de la partie basale des cellules cylindriques et caliciformes de l'épithélium intestinal. Leur taille oscille en général entre 2 et 3 μ .

INTESTIN POSTERIEUR

L'intestin postérieur se compose de trois régions : 1° intestin grêle ; 2° cœcum ou région absorbante ; 3° rectum.

INTESTIN GRÊLE

Il est formé d'un épithélium très mince à cellules aplaties surtout au niveau de la jonction avec l'intestin moyen. Les cellules de cet épithélium sont plus volumineuses quand on s'éloigne du point de jonction et forment un repli nommé valvule rectale ou pylorique. Le cytoplasme des cellules de l'intestin grêle contient de nombreux chondriocontes très fins, dispersés dans le cytoplasme. Leur noyau, plus ou moins ovale, contient un nombre variable de nucléoles. L'épithélium de l'intestin grêle est recouvert d'une couche chitineuse plus épaisse que celle de l'intestin antérieur. Les tubes de Malpighi débouchent dans l'intestin grêle.

RÉGION ABSORBANTE

La région absorbante est caractérisée morphologiquement par la présence de courts canalicules dans la par-

tie apicale des cellules. Ces canalicules sont mis en évidence par la coloration de Kull ou l'hématoxyline ferrique de Heidenhein. Il est probable qu'ils sont formés par des mitochondries. La partie dite absorbante doit jouer un rôle absorbant, à en juger par le fait que le contenu de l'intestin ne devient solide que dans l'intestin postérieur ; la présence de muscles semble montrer d'autre part qu'il y a filtration sous pression du contenu intestinal.

Il y a, en outre des replis longitudinaux et transversaux qui augmentent la surface d'absorption. Les cellules de la paroi épithéliale sont recouvertes d'une couche épaisse de chitine où l'on peut distinguer deux zones de densité inégale, la plus dense étant en bordure de la lumière. Le protoplasme paraît creusé de fins canalicules dont les parois sont limitées ou formées par des chondriocontes rectilignes, disposés en palissade et qui débouchent dans des vacuoles creusées dans le même sens. La partie basale du protoplasme est homogène au lieu d'être vacuolaire comme dans les cellules de l'intestin grêle. Les chondriocontes, plus denses dans la partie distale que dans la partie basale de la cellule, sont orientés dans le même sens que les canalicules. Leur noyau volumineux, ovale ou rond, contient de la chromatine en abondance, ainsi que plusieurs nucléoles

RECTUM

Le rectum constitue la dernière partie de l'intestin postérieur ; c'est une simple ampoule, sans rôle actif dans l'évacuation du contenu intestinal. Sa paroi épi-

théliale est faite de cellules très aplaties ; quelques rares fibres musculaires l'entourent, servant à relever ou à abaisser l'ampoule.

Le tube digestif au cours de la mue.

INTESTIN ANTERIEUR AU COURS DE LA MUE

E. Verson écrit dans son travail sur l'intestin du ver à soie : « dans l'intestin antérieur et postérieur du ver, les éléments de l'épithélium ne se multiplient pas. Ils croissent de plus en plus en extension, sans augmenter en nombre ; ils parviennent néanmoins à recouvrir toute la surface de la cavité, qui va augmenter de jour en jour ainsi que le ver entier ».

Sun Pen-Tson (thèse 1929), dans son travail sur le tube digestif du ver à soie, trouve des multiplications cellulaires dans l'intestin antérieur et dit : « Il semble que nous avons vu, contrairement à cet auteur (Verson), pendant la durée de la mue, les cellules se multiplier et augmenter en nombre ».

Nos recherches ne nous ont montré aucune multiplication dans le tube digestif antérieur ; ni dans le tube digestif postérieur au cours de la mue ; le seul fait constaté par nous, est que la taille des cellules qui consti-

tuent l'intestin antérieur est très augmentée pendant la mue.

Nous acceptons donc complètement l'opinion de Versson.

Vers la sixième heure de la mue, la couche chitineuse qui recouvrait l'épithélium intestinal antérieur commence à se détacher. A ce stade on ne voit aucun liquide entre l'épithélium et la couche chitineuse. Cette chitine finit par se détacher complètement vers la dixième heure de la mue ; elle est rejetée vers l'intestin moyen de telle sorte que l'épithélium de l'intestin antérieur reste complètement nu. A cette période commence la sécrétion de chiline. On voit dans le protoplasme de l'épithélium la formation des vacuoles dont quelques-unes viennent s'ouvrir à la surface de la cellule. La formation des vacuoles se fait d'une manière spéciale qui sera expliquée en détail à propos de l'épithélium de l'intestin postérieur.

INTESTIN MOYEN AU COURS DE LA MUE

RÉGÉNÉRATION EPITHÉLIALE

L'étude de la régénération épithéliale du tube digestif a été faite par différents auteurs : Frenzel (1885) et Faussek (1887) prétendent que les cellules épithéliales de l'intestin moyen se divisent par amitose. Au contraire, Ziegler et Von Rath (1891), Bizzozero (1892) y voyaient la multiplication par mitose et annonçaient que les cellules épithéliales sont renouvelées par de petites cellules

embryonnaires situées dans la zone imaginale ou crypte. Cette dernière manière de voir fut acceptée par plusieurs auteurs chez les différentes espèces. Verson (1893) chez le ver à soie, Rengel (1896) chez la larve de *Tenebrio molitor*, Karawaiew (1898) chez celle du *Lasius flavus*, Vaney (1902) chez les diverses larves de Diptères, Perez (1902) chez les larves de plusieurs Fourmis, ont constaté l'existence de cellules de remplacement, soit isolées, soit réunies. Chez le ver à soie, Verson, le premier, a étudié la régénération de l'épithélium intestinal au cours de la mue par les cellules de remplacement.

On peut diviser la régénération de l'épithélium du tube digestif moyen en trois périodes : 1° multiplication des cellules de remplacement et commencement de la desquamation des cellules épithéliales ; 2° développement des cellules de remplacement et destruction des vieilles cellules épithéliales ; 3° remplacement des cellules épithéliales par les cellules de remplacement.

1) Vers la sixième heure de la mue, on constate que les cellules de remplacement présentent de nombreuses mitoses caractéristiques. E. Verson (1870) a déjà remarqué que les cellules imaginaires chez les Lépidoptères existent aux premières phases du développement embryonnaire, alors que l'épithélium intestinal n'existe pas encore. A ce moment on voit quelques grains de sécrétion muqueuse anormale, qui paraissent ne jouer aucun rôle digestif.

Dans la partie basale de la cellule épithéliale, on voit des structures striées qui sont un signe de sénescence ; de même au niveau de la partie apicale de la

cellule, le plateau strié commence à disparaître et le cytoplasme se vacuolise.

Dans la zone distale, existent de nombreux chondriocentes qui, au fur et à mesure qu'on approche de

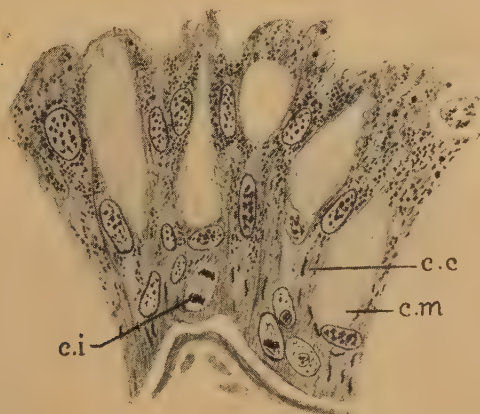


FIG. 8. — Les cellules épithéliales de l'intestin moyen au début de la mue ; les cellules de remplacement sont en pleine multiplication (mitose) ; le chondriome apical de la cellule épithéliale est altéré ; le plateau strié est en voie de disparition ; la partie apicale de la cellule a une structure vacuolaire ; le cytoplasme présente une structure de sénescence.

c. i. cellule de remplacement ; c. c. cellule cylindrique ; c. m. cellule caliciforme.

Fixation Regaud ; coloration de Kull.

la partie apicale, cèdent leur (juste) place à de nombreux grains mitochondriaux altérés. Ces grains sont de grosseur variable, et quelques-uns d'entre eux atteignent même des volumes considérables et se présentent sous l'aspect d'inclusions fuchsinophiles (fig. 8).

2) Vers la 10-12^e heure de la mue, toute la base de l'épithélium intestinal est recouverte, à la suite de la

multiplication des cellules de remplacement, d'un nombre considérable de ces cellules qui commencent peu à peu à grandir et s'allongent dans le cytoplasme des cellules épithéliales (fig. 9). A ce stade on voit le proto-



FIG. 9. — Deuxième stade de la régénération de l'épithélium intestinal : la partie basale de la cellule épithéliale est envahie par les cellules de remplacement ; les vieilles cellules sont en desquamation ; leur chondriome est en dégénérescence.
Fixation Regaud ; coloration hématoxyline de Regaud.

plasme de la cellule épithéliale devenir de plus en plus vacuolaire ; il ne présente aucune activité. Les plateaux striés sont presque détruits et le protoplasme commence à se désintégrer. Les noyaux perdent leur contour et tombent en bloc avec le reste de la cellule dans la lumière intestinale (Micro. n° 1, Pl. I). Les cellules rejetées à la suite de cette desquamation s'ajoutent

toutes à la membrane péritrophique dont l'épaisseur est une des caractéristiques de cette phase.

Les cellules de remplacement nouvellement développées, renferment des chondriocotes jeunes, filamenteux, allongés vers le pôle apical. Au contraire, les cellules desquamées ne renferment que des granulations mitochondriales altérées, sans trace de chondriocotes.



FIG. 10. — Troisième stade de la régénération de l'épithélium de l'intestin moyen ; les cellules de remplacement ont pris la place des anciennes cellules épithéliales ; le cytoplasme de la cellule jeune renferme de nombreux chondriocotes jeunes ; à la base de la cellule on observe quelques cellules de remplacement.

3) Enfin les cellules de remplacement se substituent complètement aux cellules épithéliales desquamées (fig. 10). Quelques-unes d'entre elles prennent graduellement la forme cylindrique et caliciforme, et commencent à former le nouvel épithélium. Leur chondrio-

me présente un aspect tout à fait normal, comme nous l'avons déjà signalé. On voit alors, par ci, par là, de petites cellules de remplacement situées dans la partie basale de la cellule épithéliale nouvellement formée. Un peu plus tard, après la régénération de la cellule épithéliale, le protoplasme apical commence à se vacuoliser, en même temps qu'on assiste à la dégénérescence de son chondriome. Cet aspect rappelle celui qui a été présenté par Paillot dans la description des maladies intestinales du ver à soie. Il constitue le début de la nouvelle formation de la membrane péritrophique.

ORIGINE DE LA MEMBRANE PÉRITROPHIQUE CHEZ LE VER A SOIE

On sait que dans l'intestin moyen des larves du ver à soie, existe un tube formé d'une substance chitineuse, la membrane péritrophique, à l'intérieur duquel se trouvent les aliments. La membrane empêche le contact direct de ceux-ci et de l'épithélium intestinal.

La membrane péritrophique a été signalée pour la première fois, par Lyonet (1864) chez les chenilles du Cossus. Balbiani lui a donné son nom. Pour Pagenstecher (1864) ce serait un produit de sécrétion des glandes salivaires. Metschnikof (1866) la considère comme de la matière chitineuse et Plateau (1878) comme une sécrétion spéciale de l'intestin moyen. Pour Schneider (1887), ce serait un prolongement direct de la cuticule interne de l'œsophage ; elle empêche les particules

alimentaires de se mettre directement en contact avec l'épithélium de l'intestin moyen ; elle se régénère sans cesse vers la région œsophagienne. Plateau, Verson, chez le ver à soie, et Quajat, la considèrent comme le résultat de la sécrétion des cellules épithéliales de l'intestin moyen. D'après Van Gehuchten et Cuénot (1895) la membrane péritrophique n'est ni le prolongement de cuticule œsophagienne, ni un produit de sécrétion des cellules de l'intestin moyen, puisque ces sécrétions sont liquides, et qu'elles se déservent directement dans l'espace circulaire libre existant entre cette membrane et l'épithélium ; elle serait sécrétée par des cellules spéciales, placées à l'entrée du proventricule (intestin moyen). Ces sécrétions se condenseraient en une membrane continue qui, au niveau de l'embouchure de la valvule, s'appliquerait directement sur les matières alimentaires. Pour Vignon (1902), chez la larve du *Chironomus plumosus*, cette membrane est sécrétée sous forme de chitine fluide, par les premières cellules de l'intestin moyen (cellules de la membrane péritrophique). Berlese (1909), pense et trouve comme Van Gehuchten, Vignon et Bordas, que la membrane péritrophique est sécrétée par des cellules spéciales qui résident dans la partie antérieure du mésentéron, au niveau du voisinage de la valvule cardiaque. Chatton (1920) admet que l'origine de la membrane péritrophique n'est pas la même chez les divers Arthropodes. Il trouve que chez les Drosophiles la membrane prend naissance dans la partie antérieure de l'intestin.

Au cours de nos recherches histophysiologiques sur la mue du ver à soie, nous avons pu faire quelques cons-

tations qui éclairent l'origine de la membrane péritrophique.

Au cours de la mue, la membrane péritrophique se détache, en même temps que les cellules épithéliales desquamées sont éliminées vers l'intestin antérieur. Vers la fin de la mue, le protoplasme de la partie apicale de la cellule épithéliale, prend une forme réticulée, en même temps que le chondriome de cette même zone se met à présenter des formes de dégénérescence. Un peu plus tard, tout le long du tube digestif moyen, sous le plateau strié de chacune des cellules épithéliales, on voit se reformer des vacuoles, qui vont sans cesse en grandissant. A un moment donné, les vacuoles de deux ou trois cellules voisines se fusionnent et se détachent du protoplasme ; les plateaux striés prennent alors une forme en dôme. Ils ne se colorent pas par le mucicarmin ; il ne s'agit donc pas de mucus.

Finalement, toutes les vacuoles fusionnent entre elles et la cuticule se détache de l'épithélium. L'ensemble de la cuticule détachée forme la membrane péritrophique. En même temps qu'on observe le rejet des anciens plateaux striés, sous la forme de la membrane péritrophique, on assiste, de place en place, à la régénération d'un nouveau plateau. (fig. 11). Chez certains individus, parfois après le premier repas suivant la mue, les plateaux striés ne sont pas encore régénérés sur de rares cellules épithéliales.

La membrane péritrophique nouvellement formée est lisse du côté de la lumière du tube digestif, et irrégulière du côté opposé, à cause des restes de protoplasme qui y sont encore rattachés.

Plus tard, en même temps que la régénération des plateaux striés s'achève, la membrane pérित्रophique devient régulière sur toutes ses faces.

En résumé, chez le ver à soie, la membrane pérित्रophique représente non pas une sécrétion des cellules de

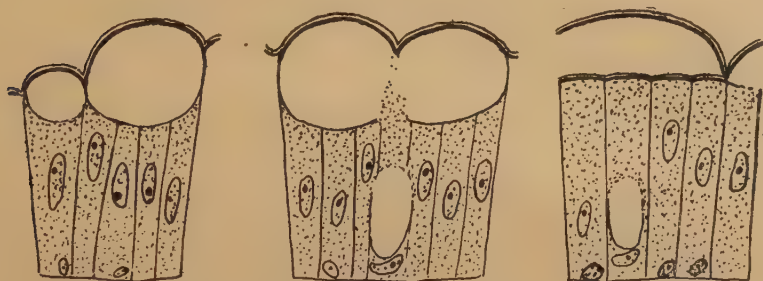


FIG. 11. — Différents stades de la formation de la membrane pérित्रophique aux dépens du plateau cellulaire.

l'intestin moyen, mais bien l'ensemble des plateaux striés détachés en masse de l'épithélium intestinal. C'est un organe cellulaire altéré et devenu indépendant.

INTESTIN POSTERIEUR AU COURS DE LA MUE

C'est surtout l'examen de la région absorbante qui nous a fourni des documents précis sur la nouvelle formation de chitine. Ainsi que nous l'avons dit, tout l'intestin postérieur est recouvert d'une couche de chitine. Le rejet de chitine est simultané dans l'intestin postérieur et dans l'intestin antérieur. Il a lieu vers la sixième heure de la mue.

La partie absorbante (cæcum) au cours de la mue ;

Vers la sixième heure de la mue, la vieille couche chitineuse de la partie absorbante commence à être rejetée. Les canalicules situés dans la partie apicale des cellules commencent à disparaître. Cette disparition n'est que partielle et n'affecte pas tous les canalicules d'une cellule. Les parties où s'effectue la disparition, forment des plaques moins colorables, qui contiennent de petites mitochondries. On voit à ce stade une condensation du chondriome autour du noyau ; celui-ci commence à s'agrandir et renferme d'abondants nucléoles fuchsinophiles, plus abondants qu'à l'état naturel et en quelque sorte fragmentés. Puis la disparition des canalicules s'achève, laissant là où se trouvaient ces derniers, des plaques moins colorables que le reste du cytoplasme. Les chondriocontes filamenteux se fragmentent alors en grains mitochondriaux qui se condensent autour du noyau. On constate à ce moment qu'il apparaît des vacuoles dans la partie apicale, là où se trouvaient les canalicules. Ces vacuoles sont de taille variable, arrondies, pyriformes ou ovales. Elles se déplacent peu à peu vers la membrane apicale et s'ouvrent au dehors. (Fig. 12). Leur contenu se déverse sur les membranes apicales, forme une mince couche ondulée de chitine. Au fur et à mesure que les vacuoles déversent leur contenu, la couche chitineuse augmente d'épaisseur. Au moment où, vers le milieu de la mue, il se forme dans tous les organes une nouvelle couche de chitine, on voit la disparition des vacuoles dans la partie apicale des cellules. On peut en conclure que



FIG. 12. — La partie absorbante de l'intestin postérieur au cours de la mue : en haut, cellules épithéliales à l'état normal ; elles sont revêtues par une couche chitineuse et renferment dans leur partie apicale des canalicules fuchsinophiles ; le cytoplasme renferme des chondriomes et de rares mitochondries ; dans le noyau on trouve seulement 2-3 nucléoles fuchsinophiles. En bas ; la vieille cuticule est rejetée ; les canalicules apicaux ont disparu ; le chondriome formé de mitochondries s'est accumulé autour du noyau ; dans la partie apicale de la cellule on voit se former de nombreuses vacuoles, quelques unes d'entre elles s'ouvrent à la surface pour former la nouvelle couche chitineuse ; le noyau renferme de nombreux nucléoles fuchsinophiles.

Fixation Regaud, coloration Kull.

la sécrétion de chitine est due, chez le ver à soie, au fonctionnement des vacuoles cytoplasmiques.

Vers la fin de la mue, les canalicules réapparaissent dans la partie apicale des cellules épithéliales de la région absorbante. Le chondriome qui était condensé autour du noyau sous forme de mitochondries, se répand dans le cytoplasme sous forme de chondriocontes et de grains mitochondriaux. A la fin de la mue, les cellules reprennent leur forme naturelle.

Glandes salivaires.

Les glandes salivaires du *Bombyx Mori* ont été figurées pour la première fois par Réaumur qui n'en connaissait pas du reste la signification. Vient ensuite l'étude de Lyonet qui, en 1760, décrit les glandes salivaires sous le nom de *vaisseaux dissolvants*, chez la chenille du *Cossus ligniperda*. En 1856, Cornalia donne une description des glandes salivaires du ver à soie, mais ne parle pas de leur structure. En 1890, L. Blanc étudie dans un travail intitulé « *La tête du Bombyx Mori* », la forme, la situation et la structure des glandes salivaires. Il trouve que ces glandes ont une structure très simple, comprenant extérieurement une membrane anhiste sous laquelle se trouve un épithélium glandulaire à structure granuleuse et son canal excréteur.

Il ne voit pas de couche chitineuse dans le canal excréteur. Verson, en 1917, décrit en détail, la structure de la glande chez le ver à soie et dit que l'intima chitineuse qui recouvre le canal excréteur est très mince, mais il ne parle pas de la structure de cette couche chitineuse, très importante cependant au point de vue de la sécrétion.

Les glandes salivaires, chez le ver à soie, sont disposées de chaque côté de l'œsophage et se composent de deux tubes d'origine ectodermique, qui se terminent dans la cavité buccale. Le calibre des tubes salivaires augmente à mesure qu'on approche de la partie postérieure du corps de l'animal, ainsi que la taille des cellules et la grosseur de l'intima. Au commencement, elles sont de petite dimension et vers l'extrémité aveugle du tube, elles augmentent considérablement de volume. Les cellules glandulaires sont des éléments aplatis, enveloppés extérieurement d'une membrane basale et intérieurement d'une intima chitineuse. Leur structure varie suivant la position du tube. Au commencement du tube, le protoplasma présente un aspect homogène, et il semble que son activité sécrétoire soit moindre que dans l'autre partie du tube. Le protoplasma contient de longs filaments mitochondriaux, orientés vers la partie apicale de la cellule et, en moindre quantité, des grains mitochondriaux. Le noyau de ces cellules, arrondi ou ovale, dans les coupes transversales, a une forme ramifiée dans les coupes longitudinales de la paroi. Ce noyau occupe la majeure partie du protoplasma. L'intima chitineuse est mince, homogène et ne présente aucune struc-

ture particulière. A mesure qu'on arrive vers la partie aveugle du tube, la taille des cellules et la grosseur de la couche chitineuse augmente ; la structure est tout à fait différente de celle des cellules précédentes. Le protoplasma a un aspect vaguement alvéolaire et renferme de nombreux et longs chondriocontes disposés perpendiculairement à la base des cellules ; on ne rencontre qu'une petite quantité de mitochondries. Cette structure change suivant l'activité sécrétoire de la cellule ; en effet, à côté, on rencontre des cellules à structure vacuolaire et, dans les vacuoles, on trouve des gouttelettes de sécrétion fuchsinophiles. Leur cytoplasme contient de nombreux grains mitochondriaux et des édifications fuchsinophiles. Les chondriocontes sont alors sensiblement moins nombreux qu'au stade précédent. Il semble qu'il s'agit ici, d'une activité sécrétoire du chondriome, mais, pour l'étudier en détail, il faudrait sortir des limites que nous nous sommes fixées. Le noyau de ces cellules est grand et d'une forme ovale, arrondie dans les coupes ordinaires, mais ramifié dans des coupes de la paroi longitudinale. La surface interne de la cellule, revêtue d'une couche épaisse, l'intima chitineuse, a une structure toute différente de la cuticule d'autres organes, elle a une structure criblée qui se compose de petits canalicules perpendiculaires, servant au passage du liquide salivaire sécrété par les cellules.

Au moment de la mue, l'activité sécrétoire de la cellule est peu importante. Le canal excréteur se trouve rempli par le liquide salivaire, fuchsinophile, qui y reste sans être éliminé. Lorsque la mue avance, la cuticule

se détache en bloc de l'épiderme et reste dans la cavité du canal pour être éliminée. Vers le milieu de la mue, on voit la nouvelle formation de la cuticule avec fonctionnement des vacuoles dont nous avons parlé en détail à propos de l'épiderme et de l'intestin.

CHAPITRE IV

Tissu adipeux.

Chez le ver à soie, le tissu adipeux est très peu développé par rapport à celui des larves d'Hyménoptères et de Diptères. Il est composé de minces bandelettes blanches allongées longitudinalement dans la cavité du ver et maintenues en place par les trachées.

Le rôle du tissu adipeux pendant la métamorphose a été étudié par différents auteurs : Pérez, Hollande, Berlese, Marchal, Vaney et Maignon, Couvreur.

Le tissu adipeux joue un rôle très important pendant la vie larvaire et la vie de la chrysalide. Vaney et Maignon ont montré que « les cellules adipeuses jouent un rôle très actif dans le chimisme des métamorphoses. Elles se maintiennent pendant toute la durée de la nymphose et elles renferment en abondance de la graisse, du glycogène et des matières albuminoïdes solubles. Au point de vue physiologique elles sont en tous points comparables à des cellules hépatiques. Comme celles-ci, ce sont des centres actifs d'élaboration pour la graisse et le

glycogène ». Comme le dit aussi Marchal « le corps adipeux est le siège principal des transformations chimiques subies par les matériaux apportés par le sang ; c'est à son intérieur que s'accumulent les réserves qui sont utilisées ensuite suivant les besoins de l'organisme ; son rôle est surtout important pendant la mue et la métamorphose ». Marchal a montré aussi que « le corps adipeux fonctionne à des degrés divers, chez les insectes, comme rein d'accumulation ; tantôt certaines de ses cellules sont spécialisées à cet effet (cellule urique ou à urates), tantôt l'emmagasinement se fait indistinctement dans toute la masse du tissu adipeux ». C'est ce que Fabre avait aussi observé.

Différents auteurs ont vu dans le tissu adipeux, pendant la métamorphose et la mue, des inclusions albuminoïdes que l'on croyait servir de matériel de réserve pour l'élaboration des nouvelles cellules. Ces inclusions ont été considérées comme étant d'origine nucléaire ; mais Paillot et Noël étudiant, par les méthodes mitochondriales, la transformation du tissu adipeux pendant la mue, ont réussi à démontrer que les inclusions albuminoïdes dérivent du chondriome. Ces auteurs ont montré qu'au début de la mue les chondriosomes se présentent normalement sous la forme de chondriocontes longs et flexueux, allongés dans les zones protoplasmiques périnucléaires et périphériques ainsi que dans les travées cytoplasmiques. Ces chondriocontes subissent pendant la mue des modifications morphologiques considérables. Au cours de « *la phase ascendante du cycle évolutif du chondriome* (Noël) », ils ont d'abord la forme de massues, de raquettes, de grains à queue, ou de

grains à coque ; ceux-ci relativement rares. Ils deviennent ensuite de petits plastes (inclusions fuchsinophiles) qui représentent les premières inclusions albuminoïdes. Ultérieurement, les formes modifiées diminuent progressivement à mesure que les inclusions deviennent plus nombreuses. Finalement les cellules adipeuses se sont garnies de gros plastes albuminoïdes. A la fin de la mue, Paillot et Noël ont observé des phénomènes inverses : les plastes albuminoïdes disparaissent progressivement à mesure que réapparaissent les formes mixtes. Ces phénomènes rappellent ceux qui ont été observés et décrits par Noël dans les cellules hépatiques des Mammifères sous le nom de « *phase descendante du cycle évolutif du chondriome* ».

ETAT NORMAL DU TISSU ADIPEUX DU VER A SOIE

Le tissu adipeux se compose de cellules polygonales, dont la taille peut varier du simple au double dans une même travée de tissu adipeux. Ces cellules sont toutes bâties sur le même type, bien qu'il y ait dans les différentes régions du corps quelques différences dues aux divers degrés d'évolution du tissu adipeux. Le noyau est entouré d'une couche homogène de cytoplasme, reliée à une seconde couche périphérique et condensée par des fines trabécules cytoplasmiques limitant entre elles des géodes.

Le chondriome est formé surtout de longs chondriomcontes rectilignes et flexueux, de calibre uniforme sur

toute leur étendue. Il comprend aussi des formes granuleuses beaucoup plus rares, qui sont des mitochondries et des sections transversales de chondriocotes. On rencontre parfois des chondriocotes dont une extrémité est légèrement renflée. Dans d'autres cas, il existe des formes vésiculaires. On rencontre aussi quelques granulations volumineuses qui sont d'origine mitochondriale. Ces éléments du chondriome se trouvent dans le cytoplasma périnucléaire et périphérique, ainsi que dans les trabécules qui les relient l'un à l'autre.

Le protoplasma de la zone médiane des cellules doit son aspect trabéculaire à ce que les intervalles des trabécules protoplasmiques renferment de la graisse qui disparaît au cours de l'inclusion de la pièce.

Le noyau est limité par une membrane ; il contient des mottes chromatiques assez fines, disséminées régulièrement dans toute l'aire nucléaire. Il contient aussi un nombre très variable de nucléoles fuchsinophiles.

Le tissu adipeux au cours de la mue.

LE TISSU ADIPEUX AU DEBUT DE LA MUE

L'aspect des cellules adipeuses est, à ce stade, identique à ce qu'il est en dehors de la mue. Le chondriome est formé de chondriocotes qui changent de forme dès le début de la mue et présentent différents stades d'évo-

lution ; on voit de longs chondriocontes de calibre uniforme sur toute leur longueur et de nombreuses formes intermédiaires préparatoires à l'élaboration ; celles-ci constituent « la phase ascendante du cycle évolutif sécrétoire du chondriome » : formes en massue, en raquette,

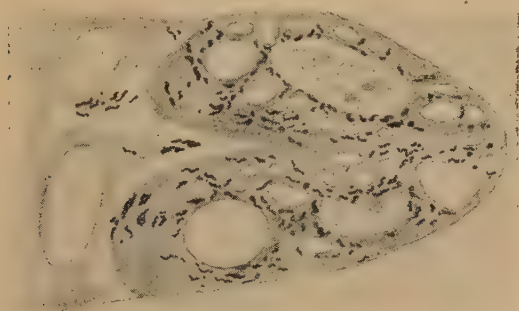


FIG. 13. — Cellules adipeuses du ver à soie au début de la mue premier stade de l'élaboration mitochondriale.

grains à queue et grains à coque (ceux-ci relativement rares). Au cours de ce stade, on voit apparaître de petits plastes fuchsinophiles qui sont des plastes albuminoïdes d'origine mitochondriale. On rencontre aussi des mitochondries granuleuses éparses çà et là dans le protoplasme.

Les grains mitochondriaux sont quelquefois disposés en files de plusieurs grains, réunis parfois entre eux, par un filament très fin. La longueur de la file correspond à celle d'un chondrioconte. Paillot et Noël en concluent : « il semble donc que les chondriocontes donnent parfois naissance aux plastes albuminoïdes par simple fragmentation des chondriosomes filamenteux » (fig. 13).

On rencontre, à ce stade, dans le tissu adipeux, quelques rares mitoses.

LE TISSU ADIPEUX AU MILIEU DE LA MUE

Vers la douzième heure de la mue, les chondriosomes filamenteux diminuent de nombre, tandis que les plastes albuminoïdes augmentent d'autant ; ce qui semble indiquer que plastes et chondriosomes dérivent les uns des autres, d'autant plus que plus le nombre de plastes est grand, moins il y a de chondriocontes et de formes de passage.

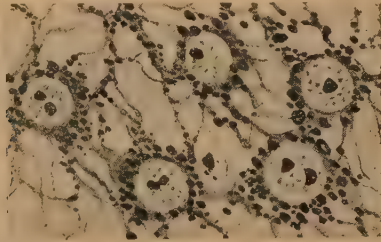


FIG. 14. — Cellules adipeuses au milieu de la mue.

A un stade encore plus avancé et qui paraît terminer « la phase ascendante du cycle évolutif sécrétoire du chondriome », on ne voit plus dans les cellules en fait de chondriome, que de gros plastes albuminoïdes fuchsiophiles avec ça et là de rares chondriocontes non transformés et des mitochondries (fig. 14).

Les divisions cellulaires sont encore plus nombreuses qu'au stade précédent.

LE TISSU ADIPEUX APRES LA MUE

Les plastes albuminoïdes commencent à disparaître, tandis que réapparaissent des chondriocontes courts et trapus, des éléments en raquette et des grains à queue, qui sont des formes de régénération des chondriosomes primitifs après utilisation des plastes albuminoïdes, comme Noël l'a décrit, dans son travail sur la cellule hépatique des Mammifères, sous le nom de « phase descendante du cycle évolutif du chondriome ».

A ce stade on ne rencontre plus de divisions cellulaires. Le tableau suivant montre l'évolution du tissu adipeux du ver à soie, de l'éclosion jusqu'à la montée :

	1 ^{re} mue		2 ^e mue	
	<i>A l'éclosion,</i>	<i>Avant Après,</i>	<i>Avant Après,</i>	
Largeur (moyenne)	8-9	20 16	33 23	
	3 ^e mue		4 ^e mue	Montée
	<i>Avant Après,</i>		<i>Avant Après</i>	
	42	28	48 35	52

On constate après chaque mue, à cause de l'utilisation de la graisse, que les tissus adipeux perdent sensiblement leur volume et ceci joue un rôle important dans le mécanisme de la mue. En effet la diminution de volume du tissu adipeux rend plus facile la séparation de la cuticule de l'hypoderme.

La graisse et les lipoides au cours de la mue.

Nous avons déjà dit que le corps adipeux est un organe de réserve accumulant la graisse pendant la vie larvaire, et constituant l'unique source de nourriture de l'animal pendant la nymphose et la mue.

Des études nombreuses ont été faites sur le rôle de la graisse pendant la métamorphose.

Pendant la période des mues, le ver ne prend aucun aliment ; il se nourrit aux dépens de ses réserves ; l'étude de ce stade est, au point de vue histophysiologique, aussi important que celui des métamorphoses.

L'examen du corps adipeux, à l'état vivant, montre que les cellules adipeuses du ver à soie contiennent toujours beaucoup de graisse sous forme de grosses gouttelettes, riches en acide oléique ; ces gouttelettes se colorent faiblement avec les vapeurs d'acide osmique et intensément par le Soudan III.

Les recherches faites sur des pièces fixées au formol salé et colorées avec le Soudan III, ou le rouge écarlate, ou encore les vapeurs d'acide osmique, nous ont montré que les cellules adipeuses sont complètement bourrées de gouttelettes de graisse, au début de la mue. Ces gouttelettes de graisse sont arrondies, plus ou moins régulières, et leur taille varie de 0,5 à 8 μ ; les plus grandes gouttelettes sont situées à la périphérie de la

cellule. La figure 15, n° 1, montre cet état des cellules adipeuses, et la microphotographie n° 2, Pl. I, montre, dans le corps adipeux, la quantité de graisse qui y est contenue.

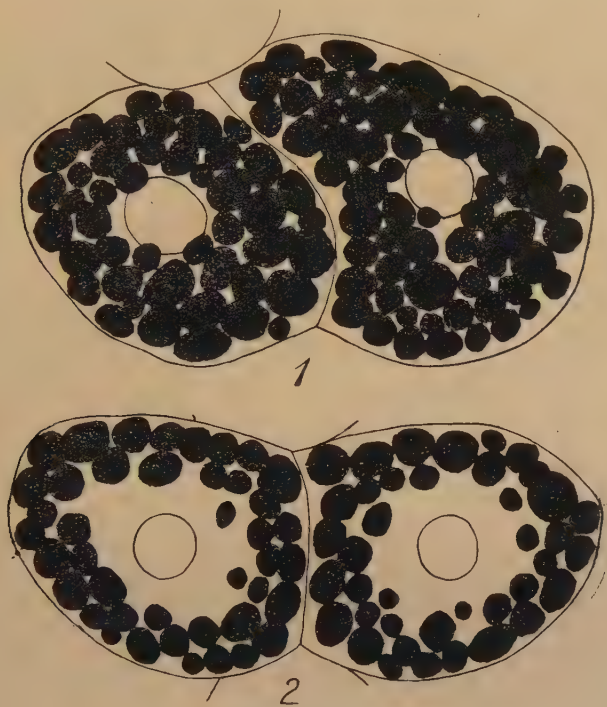


FIG. 15. — N° 1, Cellules adipeuses au début de la mue ; elles sont bourrées de gouttelettes de graisse. N° 2, Cellules adipeuses à la 18^e heure de la mue ; les gouttelettes périnucléaires ont diminué de nombre.

A mesure que la mue avance, le nombre des gouttelettes de graisse diminue ; les premières qui disparaissent sont celles situées autour du noyau. La figure 15, n° 2, montre la diminution de la graisse dans les cellules adipeuses vers la dix-huitième heure de la mue ; la mi-

crophotographie n° 3, Pl. III, montre aussi, à ce stade, le corps adipeux encore abondamment fourni en gouttelettes de graisse.

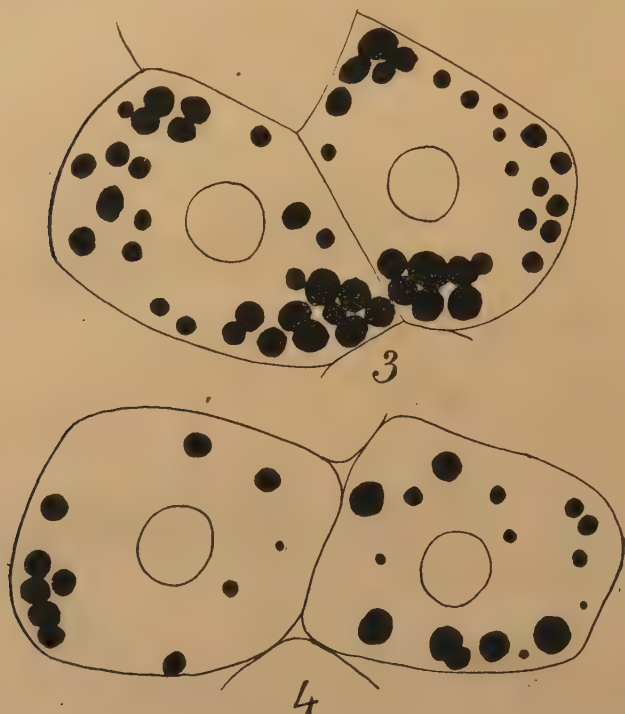


FIG. 16. — N° 3, Les cellules adipeuses vers la 30^e heure de la mue ; les gouttelettes ont encore diminué. N° 4, Les cellules adipeuses à la fin de la mue ; elles ne renferment plus que très peu de gouttelettes de graisse.

Vers la trentième heure, les grains de graisse périphérique commencent à diminuer de taille et de nombre et les granulations sont maintenant disséminées irrégulièrement dans le cytoplasme (fig. 16, n° 3 et micro. n° 4, Pl. 3).

A la fin de la mue, les gouttelettes de graisse ont di-

minué considérablement de taille et de nombre ; on ne rencontre plus que quelques grosses gouttelettes (fig. 16, n° 4 et micro. n° 5, Pl. 3).

Signalons ici què, chez le ver à soie, au cours de la formation de la nouvelle chitine, on ne voit pas de graisse dans l'épithélium. Plusieurs méthodes employées à cette recherche ne nous ont donné aucun résultat positif. Il paraît assez difficile de dire qu'il y a une relation entre la formation de chitine et les graisses du tissu adipeux proprement dit. Dans la partie de ce travail, concernant le glycogène, nous verrons, à ce sujet, les rapports de celui-ci avec la chitine.

Dans le tissu adipeux des pièces fixées par le Regaud, postchromisées, puis colorées par le Soudan III, on constate, au cours de la mue, en assez grande abondance des corps lipoides en général. Au cours de la mue on ne voit pas une sensible diminution de ces matières.

Rapport de l'alimentation et de la graisse du corps adipeux

L'accumulation de la graisse dans le corps de l'animal se fait pendant la période d'alimentation qui s'écoule entre deux mues successives. On a calculé que la consommation de feuilles par un ver à quatre mues, au cours de la vie larvaire, ne dépasse pas 13 gr.

La composition des feuilles de mûrier consommées

par les larves aux divers âges est, d'après Kellner, la suivante :

	<i>1^{er} âge</i>	<i>V^e âge</i>
Eau	75,59	70,72
matière fixe	24,41	29,28

100 parties de matière fixe contiennent :

protéine	32,89	25,00
graisse	5,15	3,25
cellulose	9,80	10,44
matières extractives non azotées ...	44,46	52,47
cendres	7,70	8,84
azote total	5,262	4,00
azote protéique	3,902	3,363
azote non protéique	1,360	0,637
% de l'azote non protéique sur		
l'azote total	28,85	15,92

On sait que lorsque le ver mange, il choisit toujours certaines parties de la feuille de préférence aux autres. A la suite de nombreuses analyses, Kellner a montré que les parties de la feuille choisies par les vers sont plus riches en matières nutritives que les autres. Le tableau suivant le montre :

	<i>feuille entière</i>	<i>partie de la feuille mangée</i>
protéine	25,00	25,07
graisse	3,25	3,31
fibre grège	10,44	9,38
substances extractives non		
azotées	52,47	53,74

substances minérales	8,84	8,50
azote protéique	3,363	3,320
azote non protéique	0,637	0,692

On voit que les parties des feuilles absorbées par les vers sont plus riches en graisse et hydrates de carbone et moins riches en fibre grège, ce qui les rend plus facilement digestibles.

La digestibilité de cette matière nutritive est importante au point de vue de l'économie de l'animal; le tableau suivant nous donne le pourcentage de la substance digérée et de celle non digérée :

	subs. digérée % de l'introd.	subs. sèche organique	protéine	graisse	fibre grège
IV ^e âge	42,58	44,49	59,70	76,82	0
V ^e âge	33,44	35,28	56,88	56,00	0

	subs. ext. non azotées	subs. minér.	albumine	N. non protéique
—		20,30	71,78	8,00
	30,07	13,75	68	2,52

La digestibilité de l'albumine et de la graisse sont presque égales ; la substance azotée de nature non protéique est, au contraire moins facilement digérée.

La composition du corps du ver à soie, selon Kellner, est la suivante :

	à la naissance	I ^{er} âge	V ^e âge
eau	75,94	84,10	80,33
substance sèche	24,06	15,90	19,66

Dans la substance sèche :

			59,16
protéine	75,58	75,42	4,77
graisse	16,20	8,72	16,31
cendres	6,40	9,05	6,06
indéterminé	1,82	6,81	13,70
N. total	12,09	12,07	9,75
N. protéique: peptone:	11,39	11,06	8,11
chitine			0,29
N. de subs. non			
déterminées	0,71	1,01	1,35

D'après ce tableau le ver est considérablement riche en eau. Par comparaison, le ver contient plus d'eau que la feuille ; il extrait donc de la feuille plus d'eau que de substance fixe ; en effet, on prouve que les fèces sont plus secs que la feuille mangée. D'autre part, on voit par ce tableau que les vers à peine nés sont riches en graisse ; celle-ci diminue ensuite relativement pour augmenter au dernier âge ; les substances protéiques diminuent au contraire au dernier âge avant la chrysalidation ; les substances non azotées, au contraire, augmentent. En effet, la balance des graisses donnée par Kellner, prouve qu'il y a une augmentation de la graisse au dernier âge, par conséquent une transformation d'albumine et d'hydrates de carbone en graisse.

Balance de la graisse

	I ^{er} âge	II ^e âge	III ^e âge	IV ^e âge	V ^e âge	somme
digérée	0,25	1,41	4,74	12,44	32,79	51,63
utilisée	0,05	0,33	1,54	5,26	64,04	71,22
scindée	0,20	1,08	3,20	7,18	+31,25	+19,59

On constate que, dans les quatre premiers âges les graisses utilisées sont toujours en moindre quantité que les graisses digérées ; le reste de la graisse est mis en réserve. Pendant le 5^e âge la graisse utilisée est en plus grande quantité que celle digérée, et il reste encore 31,25 de graisse d'accumulation (micro. n° 6). On peut donc conclure facilement qu'il y a toujours une transformation d'albumine et d'hydrate de carbone en graisse, qui sera ultérieurement utilisée pendant la mue et la métamorphose.

Glycogène au cours de la mue.

Chez le ver à soie, le rôle du glycogène et ses relations avec la graisse pendant la métamorphose ont été étudiés par Bataillon et Couvreur (1892), Couvreur (1895), Vaney et Maignon (1905). Bataillon (1893) a montré qu'au début de la métamorphose le ver à soie se transforme « en un véritable sac à glycogène ». D'autres recherches ont montré qu'il y a aussi formation brusque de glycogène dès le début du filage ; la quantité totale de glycogène arrive à son maximum au moment de la transformation du ver en chrysalide. A partir de ce moment, le glycogène diminue sans cesse ; il baisse encore à la veille de l'éclosion.

Chez le ver à soie, pendant la mue, le glycogène ne se comporte pas comme pendant la métamorphose. Les auteurs précédents ont effectué leurs recherches par voie chimique. Nous avons été obligé de recourir aux mé-

thodes de coloration, car nous devons déceler les variations du glycogène au cours de la mue, qui dure beaucoup moins que la métamorphose et nous ne possédions pas un matériel assez abondant, pour effectuer des dosages, qui auraient exigé le sacrifice de centaines de vers.

Notre matériel, fixé à l'alcool absolu et coloré avec la solution iodo-iodurée, nous a donné les résultats suivants :

Le glycogène apparaît uniquement dans le tissu adipeux et dans les muscles. Kirch (1886) et Vitzou (1882) ont signalé l'apparition du glycogène dans les teguments de l'écrevisse au cours de la sécrétion chitineuse, sans toutefois établir une relation de cause à effet entre les deux phénomènes ; nous n'avons rien vu de comparable chez le ver à soie.

Le glycogène au début de la mue :

Au début de la mue, le tissu adipeux dans lequel l'accumulation de la graisse atteint son maximum, renferme beaucoup de glycogène qui prend avec la coloration iodo-iodurée une teinte brun-acajou. Il se présente comme des masses longues, ovales, de taille variable. Quelquefois en mottes, occupant de grosses travées protoplasmiques. La périphérie du cytoplasme en renferme plus que le centre. (fig. 17 en haut).

A ce stade les muscles apparaissent riches en glycogène, mais celui-ci est à l'état diffus et se montre inégalement réparti dans le tissu musculaire.

Au milieu de la mue :

Le glycogène diminue considérablement. Les gros

globules deviennent de petits grains épars dans la cellule adipeuse. Il en est de même dans les muscles.



FIG. 17. — En haut, le glycogène dans le tissu adipeux au début de la mue ;
En bas, disparition du glycogène dans le tissu adipeux au cours de la nouvelle formation de chitine.

Au moment où la nouvelle couche de chitine est achevée, on constate une brusque disparition du glycogène dans le tissu adipeux et dans les muscles (fig. 17, en bas).

Y a-t-il une relation entre la sécrétion de chitine et le glycogène ? Quelle est la nature chimique de cette substance ?

Malgré des recherches chimiques très nombreuses, la nature de la chitine est encore loin d'être définitivement connue.

Odier qui la découvrit crut voir un corps non azoté. Mais Lassaigue (1843) démontre que, par calcination avec du potassium, la chitine fournit « du cyanure potassique dont la formation permet de déduire rigoureusement la présence de l'azote parmi ses éléments constitutants ». Schmidt (1845), par analyse de la chitine de *Melolontha vulgaris*, a trouvé les chiffres suivants :

C	H	N
46,69-46,80	6,54-6,72	6,33-6,48 %

Après cette démonstration de l'existence de l'azote, Ledderhose (1876, 1879), traitant la chitine avec l'acide chlorhydrique concentré, à chaud, obtint, parmi les produits de sa décomposition, la glycosamine appelée par eux chitinosamine ; c'est un sucre aminé dextrogyre, auquel Fischer et Tiemann (1894) ont reconnu la constitution d'un α -amino-glucose.



Le même, Ledderhose trouve dans la décomposition de la chitine de l'acide acétique, déjà trouvé par C. Schmidt et il admet que, par simple processus d'hydro-

lyse sous l'action des acides concentrés, elle peut se disloquer en deux molécules de glycosamine et en trois molécules d'acide acétique. En 1881 Sundwick et Schmiedeberg (1891) regardaient la chitine comme une combinaison acétique de la glycosamine dont la décomposition se ferait de la façon suivante :



Plus tard (1901) S. Fraenkel et A. Kelly, faisant agir sur la chitine de l'acide sulfurique à 70 %, obtiennent une monoacétylglycosamine tout à fait semblable à la molécule obtenue par synthèse de la monoacétylglycosamine préparée par Breuer. Ils en concluent que le complexe fondamental de la chitine est une acétyl-n-glycosamine, et que la chitine elle-même doit être regardée comme un polysaccharide aminé et acétylé à poids moléculaire élevé.

Toutes les recherches ultérieures nous montrent que le noyau fondamental de la chitine est la glycosamine, que ce soit une acétylmonoglycosamine, ou une acétyldiglycosamine. Cette substance est un hydrate de carbone substitué, pauvre en N, présentant nettement encore les propriétés des substances hydrocarbonées.

D'autres recherches montrent encore que la chitine est une substance azotée. En effet, elle se comporte comme une polysaccharide, à plusieurs égards, notamment avec le réactif de Lugol, qui la colore en brun rouge. Le chlorure de zinc ou l'acide sulfurique produisent avec la chitine un virage au bleu ou au violet. Zander (1897), après usage de l'iode, y voit une raison de rapprocher la chitine du glycogène. On peut également y

voir un lien de parenté avec la cellulose. Peligot (1858) déjà avait remarqué la présence de la cellulose dans la peau du ver à soie, et Frémy (1855) attribuait aux deux corps la même composition chimique. Ambronn (1890) crut avoir décelé la présence de cellulose dans la chitine chez différents Arthropodes et Mollusques. Berlese (1909) admet « che la chitine non representi altro che una cellulosa azotata ». Von Fürth et E. Scholl (1907), en faisant agir sur la chitine l'acide azotique fumant, ont obtenu des nitrochitines, corps détonnants, tout à fait analogues au nitrocellulose. En 1895 Gilson dit « que la substance squelettique de la membrane cellulaire des champignons, traitée par l'acide chlorhydrique concentré et par la potasse caustique à 180°, fournissant les mêmes produits de transformation que la chitine, est très probablement identique à celle-ci ». Cette hypothèse est admise aussi par Wisselingh et Winterstein (1898) qui caractérisent la chitine par des recherches microchimiques dans la paroi cellulaire de champignons. Cette existence de chitine dans la paroi cellulaire de champignons fut acceptée ensuite par plusieurs auteurs, qui ont trouvé une substance azotée, non identique à la chitine, mais voisine, à la fois, de la chitine et de la cellulose. Vitzou (1882) et Kirche (1886) ont signalé l'apparition du glycogène dans les téguments de l'écrevisse au cours de la sécrétion de la chitine, sans toutefois établir une relation de cause à effet entre les deux phénomènes. Weinland (1906, 1907, 1909), étudiant le métabolisme chimique pendant la métamorphose chez *Calliphora*, a trouvé que les hydrates de carbone chez la

pupe sont directement utilisés pour la formation de la chitine de l'imago.

Le glycogène chez le ver à soie n'apparaît que dans le tissu adipeux et dans les tissus musculaires. Nos recherches ne nous ont pas permis de voir le glycogène dans l'épiderme pendant la sécrétion de la chitine comme Kirche et Vitzou l'ont vu chez l'écrevissè ; nous trouvons, au contraire, qu'il y a un rapport étroit entre la nouvelle formation de chitine et le glycogène qui se trouve dans le tissu adipeux. Lorsque la nouvelle formation de chitine est achevée, nous voyons que le glycogène a complètement disparu dans le tissu adipeux et dans les muscles. Nous en concluons donc qu'il existe une relation certaine entre le glycogène et la sécrétion de chitine dont la composition est similaire de celle du glycogène, sans toutefois qu'on puisse préciser le mécanisme de cette relation.

Le glycogène à la fin de la mue :

A la fin de la mue, le glycogène commence à réapparaître dans le tissu adipeux et dans les muscles, mais en petite quantité, d'où la conclusion que les éléments dont dérive le glycogène de l'animal s'accumulent dans le corps surtout dans la période d'alimentation active qui précède la mue, comme cela se passe pour la graisse.

En résumé, les cellules adipeuses jouent un rôle très important non seulement dans le chimisme des Métamorphoses, mais aussi pendant la durée de la mue. Au début de la mue, elles renferment en abondance de la graisse, des lipoides, du glycogène et des plastes albuminoïdes, destinées à être utilisés suivant les besoins de l'organisme au cours de la mue.

CHAPITRE V

Tubes de Malpighi.

Les tubes de Malpighi chez les insectes, en général, ont été d'abord considérés comme des organes hépatiques. Mais Branganatelli, en 1816, trouve, dans le tube de Malpighi, de l'acide urique et Rengger (1817), de l'urate d'ammoniaque. Rengger fut le premier à soupçonner que les tubes de Malpighi étaient des organes urinaires. Certains auteurs, Strausdurkhein, Leidig, Blanchard, Fabre pensaient que certains tubes fonctionnaient comme urinifères, et d'autres comme hépatiques.

Chaussier (1783) y trouve pour la première fois, chez le ver à soie, une matière acide à laquelle il donna le nom d'acide Bombycine. En 1818 Wurger signale, le premier, dans les tubes de Malpighi du *Bombyx mori*, la présence d'acide urique. Toute une série de recherches : de Wurger, Chevreul (1828) ; H. Meckel, (1846) ; Cornalia, (1856) ; Sirodot, 1858) ; Plateau, (1874) ; Schindler, (1878) ; Marchal, (1899) ; Packard, (1889) ; Kowalevsky, (1889-1890) ; Veneziani, (1905) ;

Bordas, (1911) ; Verson, (1917) ; ont prouvé l'existence de l'acide urique et de divers urates dans les tubes de Malpighi des insectes. Sirotot, Plateau, Schindler, Battelli (1879) ; Packard, Pantel (1898) ; Vaney (1902) ; Bordas et Verson, ont constaté l'existence, dans des tubes de Malpighi, d'oxalate et de carbonate de chaux ou des sels de calcium. Kolliker (1837) ; Plateau, Schindler, Packard signalent de la leucine et de la taurine ; J. Davy (1854-1856) de l'acide hippurique ; Dubois (1886) de la guanine ; Sirodot, Ryvoch (1882), Veneziani, Bordas de l'urée.

Après ces découvertes, on a admis que, la fonction hépatique n'existe pas, et que les tubes de Malpighi doivent être considérées comme des organes urinaires et excrètent des urates, des oxalates et de la leucine etc..

Les tubes de Malpighi chez le ver à soie sont au nombre de six, divisés en deux groupes de trois. Ces deux groupes sont situés symétriquement de chaque côté du tube digestif. Un de ces groupes est composé de trois tubes réunis par leur partie antérieure. Ces deux parties communes débouchent dans l'intestin grêle. A la jonction de cette partie commune avec l'intestin grêle, on trouve une sorte de tronc primitif, petit et court, qu'on appelle le pédicule ; à la suite du pédicule on rencontre un renflement pyriforme, plus ou moins ovoïde ; c'est la Vésicule ou comme Bordas l'a appelée « le réservoir urinaire. » Après la vésicule, le diamètre du tube s'accroît brusquement et progressivement vers le point de jonction des tubes de Malpighi, qui se ramifient en trois tubes : l'un, dirigé en avant du corps larvaire, en passant au-dessous de l'intestin moyen,

et deux tubes dirigés dans le même sens que le premier, mais passant au-dessus de l'intestin moyen. Chaque groupe ainsi formé, est attaché au tube digestif au moyen de petites trachées et de filaments de tissu conjonctif, qui sont « les segments montants. » Les segments montants arrivent jusqu'à la moitié du tube digestif moyen et puis se recourbent en formant chacun une anse, tournée en sens contraire, c'est-à-dire vers la partie postérieure de l'animal ; ce sont « les segments descendants. » Ils descendent jusqu'au niveau de l'intestin grêle, prennent une forme de plus en plus sinueuse, et décrivent de nombreuses circonvolutions à la surface du cœcum et du côlon. Après le côlon, les tubes de Malpighi s'avancent encore jusqu'au niveau de l'ampoule rectale, où ils s'arrêtent en donnant naissance aux « segments terminaux. » Ils sont contournés en zigzags et se terminent par des culs-de-sac.

STRUCTURE DES TUBES DE MALPIGHI

PÉDICULE

Les deux pédicules ont été étudiés par Sirodot (1859) ; Cholodkowsky (1887), Verson (1917), et Bordas (1920) ; ils sont, comme les prolongements de l'intestin postérieur, recouverts d'une couche l'intima chitineuse.

Dans le pédicule, on trouve des villosités assez grandes. Le pédicule est formé d'une couche d'épithélium qui est située entre une membrane basale et une mince couche chitineuse. Les cellules épithéliales sont entourées extérieurement par des muscles circulaires et lon-

gitudinaux. Le protoplasme de la cellule épithéliale renferme des petits grains fuchsinophiles qui sont des mitochondries, et de nombreux chondriocotes, en forme de bâtonnets et de longs filaments.

Le noyau plus ou moins ovoïde est relativement volumineux ; il contient de petites granulations de chromatine et de 2 à 4 nucléoles fuchsinophiles.

VÉSICULE

Elle présente la même structure que le pédicule. La structure des deux organes est surtout importante au point de vue de la mue et du changement de leur chitine.

Au point de vue de leur fonctionnement, ces deux parties des tubes de Malpighi ne présentent aucun rôle d'excrétion ; seulement Bordas, en 1911, admet que ces deux parties, en dehors de leur rôle collecteur des urines, possèdent un certain pouvoir d'absorption des matières utiles, mélangées et accompagnées de débris excrétés par les tubes rénaux au cours de l'élimination.

CONFLUENT

Le confluent est la partie la plus large de ces organes ; très court, il se ramifie immédiatement. Sa structure est analogue à celle du tube montant et du tube descendant que nous décrirons plus tard.

Entre la vésicule et le confluent, on trouve un bourrelet valvulaire en forme de diaphragme et un orifice donnant passage aux matières excrétées et éliminées. Sa surface libre est enveloppée par une cuticule chi-

tineuse qui est le prolongement de la cuticule interne de l'intestin postérieur. La direction du bourrelet valvulaire est en sens contraire du courant des liquides éliminés par les tubes rénaux.

LES SEGMENTS OU TUBES PROPREMENT DITS, LEUR FONCTION-
NEMENT AU COURS DE LA MUE

On sait que les tubes de Malpighi du ver à soie sont constitués par une membrane basale revêtue d'une couche unique de cellules épithéliales. Ces éléments épithéliaux présentent au niveau de leur pôle apical un dispositif ciliforme très curieux dont la structure cytologique, l'évolution et le rôle ne nous paraissent pas avoir été, jusqu'ici, très clairement élucidés. C'est à l'étude de ce dispositif qu'est consacré le présent chapitre.

Lorsqu'on consulte les ouvrages et même les travaux récents relatifs aux Insectes, on est assez surpris de l'imprécision des descriptions relatives au sujet qui nous intéresse. Schindler (1878) parle d'une cuticule perforée de petits trous ; Engelmann (1880), Frenzel (1896), Vignon (1899) voient des bâtonnets immobiles prolongés par des cils vibratils. Lécaillon (1899), Léger et Hagenmüller décrivent des prolongements ciliformes très fins, transparents, immobiles, mais susceptibles d'onduler quand un courant circule dans le tube de Malpighi. Ces derniers auteurs, sur différentes larves, ont observé à l'état frais, dans de l'eau salée à 6 p. mille, que les appendices disparaissent au bout de quelque temps en rentrant dans la cellule. Henneguy a confirmé ces observations. Pour Veneziani (1904), la membrane

cellulaire est épaisse et pourvue d'une bordure en brosse constituée, d'après cet auteur, par des bâtonnets immobiles plus ou moins allongés, implantés dans un épaissement colorable en rouge par l'indigo-carmin. Berlese (1909), partage les vues de Veneziani. Bordas (1911) écrit que l'épithélium est limité par une bordure de longs cils immobiles, formant un large ruban dont l'épaisseur égale l'épaisseur de la moitié de la membrane épithéliale. Au point d'implantation de chaque cil, se trouve un corpuscule basilaire. Yao Nan (1928) décrit une bordure ciliée qui prend un aspect en brosse, dont les cils de diamètre régulier, ont une longueur variable ; ils sont immobiles, mais susceptibles d'onduler au moment de l'élimination des produits excrétés. Ces cils seraient éosinophiles et susceptibles d'être quelquefois colorés par l'hématoxyline et la fuschine. « Dans
« le champ des cils, écrit cet auteur, en dehors des cris-
« taux rangés régulièrement à leur sommet, des gra-
« nulations et des bâtonnets sidérophiles et fuchsinophi-
« les. Nous pensons que la plupart sont des cils colorés
« en travers et parmi lesquels il peut exister quelques
« mitochondries (jamais de chondriocontes) ou corpus-
« cules de formation dégénérée qui vont émigrer et
« seront éliminés par l'organe. »

Cils, prolongements ciliformes, bordure en brosse, au travers de l'imprécision des termes, on devine l'embarras des auteurs. Seul Yao Nan a observé quelques détails caractéristiques, mais ne semble pas avoir pu interpréter les images observées par lui.

Nous avons repris cette étude en collaboration avec M. Noël, en mettant en œuvre les techniques cytologiques couramment employées à l'heure actuelle. Les pièces fixées au liquide de Regaud et post-chromisées pendant trente jours environ, ont été ultérieurement colorées soit par l'hématoxyline au fer de Heidenhain, soit par la méthode de Küll (fuchsine acide, thionine, aurantia).

La structure des cellules des tubes de Malpighi est éminemment variable suivant le moment où on les observe ; cela est surtout vrai pour le pôle apical qui, au cours des différentes mues et plusieurs fois pendant chacune d'elles, présente une série de variations morphologiques cycliques. Pendant un certain laps de temps que l'on peut considérer, pour la commodité de la description, comme le début du cycle, le pôle apical se montre hérissé de prolongements protoplasmiques ; ensuite apparaissent les divers cristaux bien connus qui s'intercalent dans l'intervalle des cils ; ultérieurement les cristaux disparaissent, ils ont été éliminés. La surface de l'épithélium apparaît glabre, dépourvue de toute édification ciliée. Il n'existe plus trace de prolongements ; la question se pose de savoir ce qu'ils sont devenus, elle sera discutée plus loin. Très rapidement la bordure se renouvelle et un nouveau cycle recommence identique au précédent.

1) Premier stade.

Les cellules qui tapissent la membrane basale sont beaucoup plus larges que hautes ; leur noyau clair, dont la longueur dépasse également de beaucoup la hauteur,

est oblong, allongé, suivant le grand axe de la cellule. Le protoplasme est très amplement pourvu de chondriome. On y voit de longs chondriocontes assez minces et flexueux, des bâtonnets courts et plus trapus que les précédents et, enfin, quelques fines granulations qui correspondent soit à des mitochondries, soit à des sections transversales de chondriocontes. A côté de ces chondriosomes typiques, il existe des grains fuchsinophiles ou sidérophiles dont le centre apparaît parfois moins intensément coloré que la périphérie ; certains de ces éléments (mais non tous) sont d'origine mitochondriale, car on voit à côté d'eux d'assez nombreuses formes de passage représentées par des chondriocontes renflés à une de leurs extrémités et par des grains à queue.

Le corps protoplasmique est homogène, relativement peu riche en vacuoles qui, lorsqu'elles existent, sont surtout localisées au niveau de la moitié externe de la cellule. Ces vacuoles, qui apparaissent en clair sur le fond cytoplasmique rose, sont, en général, arrondies, quelquefois allongées, très rarement filiformes ; dans ce dernier cas, il nous est arrivé d'observer des éléments en forme de L majuscule, formés de deux portions linéaires réunies à angle droit. Nous n'avons pu arriver à aucune précision en ce qui concerne la nature du contenu vacuolaire, non plus que sur celle des gros grains fuchsinophiles dont certains, mais certains seulement, sont d'origine mitochondriale et méritent par conséquent le nom de « *plastés* ».

Le pôle apical de la cellule des tubes de Malpighi, qui nous intéresse surtout ici, se montre après emploi des techniques cytologiques, comme constitué de la

façon suivante : on aperçoit, à la limite du corps protoplasmique, une sorte de bande d'apparence homogène, plus réfringente que le reste du protoplasme, dont elle ne paraît n'être qu'une condensation superficielle. Cette formation, assez difficile à mettre en évidence, n'est visible nettement qu'en certains points et sous certaines incidences. Emergeant du pôle apical ainsi limité, existent des édifications ciliformes longues, sinueuses, à contour peu net. Parfois contournées sur elles-mêmes, comme tordues sur leur axe, elles se montrent alors comme des membranes d'aspect flou, possédant une certaine largeur. Ces formations ne sont pas homogènes ; elles renferment au sein de leur masse protoplasmique colorée en rose pâle par la fuchsine ou en gris clair très discret par l'hématoxyline, de longs filaments plus ou moins flexueux, des bâtonnets plus courts et rectilignes et de fines granulations. Filaments, bâtonnets, granulations sont colorés très intensément en rouge par la méthode Küll, en noir par l'hématoxyline au fer de Heidenhain, l'une et l'autre colorations étant appliquées après fixation par la méthode de Regaud.

Ces filaments ainsi inclus dans les prolongements sus-apicaux y occupent des places très diverses ; certains sont situés très haut au niveau de l'extrémité, d'autres se trouvent dans les régions moyenne ou inférieure ; d'autres enfin plongent encore par un de leurs bouts dans le corps protoplasmique tandis que leur moitié supérieure est engagée dans un prolongement ciliforme.

Il existe souvent plusieurs chondriocentes dans le même cil.

Ces éléments offrent par ailleurs une similitude abso-

lue avec les chondriosomes contenus dans le corps protoplasmique de la cellule sous-jacente ; certains même, nous venons de le voir, sont à cheval entre le cil et la cellule, comme en train de passer de l'une à l'autre de la cellule vers le cil ou inversement. Nous pouvons donc assimiler les uns aux autres, par suite *il existe des chondriocontes et des mitochondries dans l'intérieur des édifications protoplasmiques dites ciliiformes qui émergent du pôle apical* des cellules entrant dans la constitution de l'épithélium des tubes de Malpighi chez le ver à soie. C'est là une constatation intéressante, que nous croyons être les premiers à signaler. Avant nous, Yao Nan a bien écrit : « Dans le champ des cils existent des bâton-
« nets et des granulations sidérophiles et fuchsinophi-
« les », mais il pense que « la plupart sont des cils
« colorés coupés en travers, parmi lesquels il peut exis-
« ter quelques mitochondries (jamais de chondriocontes)
« ou corpuscules de formation dégénérée (?) qui vont
« émigrer et seront éliminés par l'organe ». Cet auteur a interprété faussement les images observées. Certains chondriosomes filamenteux et longs sont contournés sur eux-mêmes de façons variées. Cette disposition tient, dans certains cas, à ce que les chondriocontes suivent les inflexions des cils qui leur servent d'habitat. Mais cette explication est-elle toujours valable ? Nous ne le pensons pas. On peut voir, en effet, des cils ayant la même hauteur que leurs voisins et n'étant par conséquent pas infléchis ou courbés, et qui renferment cependant des filaments chondriosomiques tordus à angle droit ou à peu près. Cela permet de supposer que ces derniers disposent de l'espace suffisant pour pouvoir

ainsi s'incurver, tout en restant inclus dans leur gangue protoplasmique ; c'est donc que celle-ci possède une certaine largeur et cette constatation nous confirme dans l'opinion déjà émise plus haut, que les soi-disant cils, bien que de section très mince, possèdent une certaine largeur, sont des membranelles. L'orientation



FIG. 18. — Structure d'un tube de Malpighi. Stade I.
Fixation Regaud, coloration de Kull.

en divers sens des chondriosomes ne nous paraît pas susceptible d'autre explication. (fig. 18)

On peut dès maintenant poser la question suivante : les édifications sus-apicales des cellules des tubes de Malpighi sont-elles des cils vrais ? Nous ne le croyons pas. Classiquement, les cils présentent une structure homogène et une section cylindrique. Jamais, à notre connaissance, on n'y a décrit ce chondriome. Dans le cas actuel, au contraire, nous trouvons des chondriotes et des mitochondries inclus dans une masse

protoplasmique large mais d'une extrême minceur. Il faut donc, ou modifier la signification ordinairement attribuée en cytologie au mot « cil », ou ne pas l'appliquer ici. C'est à cette dernière façon de voir que nous nous rangeons, et nous désignons les formations que nous venons de décrire sous le nom de *membranelles*. Au stade que nous étudions, il n'existe pas de cristaux visibles, même avec l'appareil à polarisation. La longueur des membranes est considérable ; elles atteignent en moyenne deux fois la hauteur du corps cellulaire. Chaque bordure garnit, de chaque côté, le tiers de la lumière, de telle sorte que sur une coupe longitudinale médiane d'un tube de Malpighi, seul le tiers moyen du tube apparaît libre.

II) Deuxième stade.

D'une façon qui semble très brusque, tous les interstices compris entre les membranelles protoplasmiques se garnissent de cristaux en forme d'aiguilles, de lentilles biconvexes, de losanges ; certains ont un aspect étoilés. Ils occupent soit la base, soit la partie moyenne, soit le sommet de ces interstices. Dans le premier cas, ils restent rigoureusement verticaux, soit plus ou moins obliquement dirigé vers l'extrémité distale du tube de Malpighi. On en rencontre aussi dans la partie axiale de la lumière ; ils sont là souvent accolés à des bâtonnets fuchsinophiles enrobés dans des débris protoplasmiques, qui correspondent sans doute à la partie terminale des membranelles des portions droite ou gauche de la paroi des tubes de Malpighi, absentes sur les coupes sagittales axiales étudiées par nous. Sur les coupes transversales, en effet, la lumière est libre.

Le chondriome inclus dans les membranelles est toujours très abondant et offre un aspect identique à celui du stade précédent. Mais ici, le feuilleté formé par les prolongements protoplasmiques est beaucoup moins serré, les intervalles se trouvent distendus par la présence des cristaux. (fig. 19)

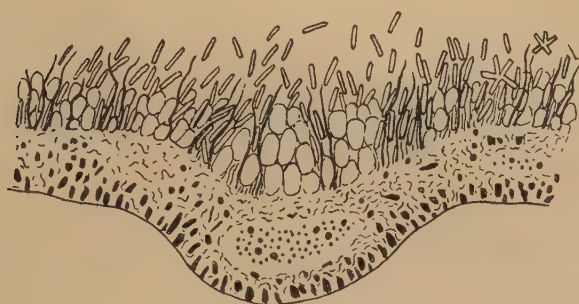


FIG. 19. — Structure d'un tube de Malpighi. Stade II.

Les corps cellulaires semblent légèrement diminués de hauteur ; leur protoplasme est garni de grosses granulations fuchsinophiles et de chondriosomes courts et épais ; à de très rares exceptions près, on ne voit pas de chondriocontes longs et grêles comparables à ceux inclus dans les membranelles.

Entre le corps cellulaire et la bordure pseudo-ciliée, la limite est le plus souvent assez floue, mais en certains endroits, un mince espace clair sépare l'un de l'autre, constituant comme l'amorce d'une scissure. Cette ligne de séparation est-elle un artifice de préparation, ou

correspond-elle vraiment à ce qu'on pourrait comparer à un sillon d'élimination ? Ailleurs sur cette même préparation, cette faille linéaire est encore plus accentuée, créant une séparation nette entre le corps cellulaire, devenu glabre, et l'ensemble membranelles-cristaux qui sont libres de leurs connexions basales antérieures. Cette disposition disparaît plus ou moins marquée suivant les endroits examinés, quelquefois immédiatement voisins les uns des autres ; ceci nous amène à penser qu'il ne s'agit point là d'une fixation défectueuse ou d'une altération attribuable à la coupe par le rasoir ; de telles altérations auraient porté sur l'ensemble des tubes et non sur tel ou tel élément particulier de l'épithélium. Dans ces conditions, il y aurait lieu d'admettre que les cristaux, en s'éliminant, entraînent avec eux la bordure formée de membranelles dans l'intérieur de laquelle ils se trouvent inclus. Les tubes de Malpighi se comportaient donc comme une glande mérocrine.

III) Troisième stade.

Dans un troisième stade, le chevelu formé par les membranelles et les cristaux qu'elles renferment dans les interstices qui les séparent, a complètement disparu. Les cellules apparaissent hérissées d'une sorte de brosse constituée par des bâtonnets fuchsinophiles qui font légèrement saillie à la surface du pôle apical, de telle sorte que le contour de l'extrémité superficielle de ces éléments se détache nettement dans la lumière du tube. Ce sont encore là des chondriosomes typiques, des chondriocontes parfaitement caractéristiques. Ils sont certai-

nement enrobés dans une gangue protoplasmique, mais celle-ci est trop mince pour être visible. C'est là l'ébauche des membranelles caractéristiques du stade I. D'ailleurs, en d'autres points, où les chondriocontes sont fortement hernie dans la lumière du tube, on aperçoit nettement, à leur pourtour, le floa caractéristique de leur enveloppe protoplasmique (fig. 20).

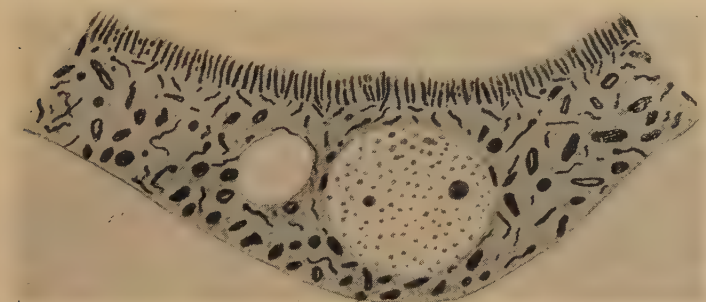


FIG. 20. — Structure d'un tube de Malpighi. Stade III.
Fixation Regaud, coloration de Kull.

Nous avons cherché à mettre en évidence, à ce stade, la cuticule réfringente aperçue précédemment, et au travers de laquelle passent les coulées protoplasmiques constitutives des membranelles. Nos recherches ont été vaines. Il n'en est pas moins certain que ces coulées se font au travers d'une zone superficielle plus condensée, plus solide que le protoplasme fondamental.

Il serait intéressant de préciser la raison de la présence du chondriome au sein des membranelles. Joue-t-il un rôle actif dans leur production, ou est-il passivement entraîné ? On ne peut évidemment répondre, non plus que sur la part prise au stade II.

Ce troisième stade est le seul décrit par les classiques sous le nom de cuticule striée, de bordure striée ; c'est lui seul que l'on peut identifier dans leur iconographie. En réalité, le cycle à peine achevé recommence, et cela, nous l'avons dit, non seulement au cours des différentes mues, mais plusieurs fois pendant chacune d'elles. Nous avons même souvent vu dans une même portion d'un seul tube, le chevauchement de deux stades.

*

* *

Nous voudrions, en terminant, indiquer un dernier problème à résoudre : quel est le rôle joué par les membranelles ? Elles en ont sans doute plusieurs. Il en est un qui paraît évident : leur disposition feuilletée augmente considérablement la surface d'élimination des cellules des tubes de Malpighi qui peuvent ainsi, à un moment donné, excréter rapidement des quantités considérables de produits à éliminer ; ceci explique la rapidité avec laquelle apparaissent les cristaux.

CHAPITRE VI

A) Le sang.

Le sang des insectes a été étudié cytologiquement depuis longtemps. Citons, entre autre, les travaux de Graber (1871) ; de Cattanas (1889) ; et parmi les travaux plus récents ceux de Cuénot, Kollmann, Hollande et Paillot.

Le sang des insectes renferme quatre catégories d'éléments figurés qui sont : les macronucléocytes, et les micronucléocytes de Paillot, les œnocytoïdes (Hollande), et les cellules à sphérules. En outre, le sang de certains insectes renferme des cellules granulées, provenant de la transformation de certains macronucléocytes.

ETAT NORMAL

I°. — D'après Paillot la structure des macronucléocytes se présente sur frottis colorés par le Giemsa, sous l'aspect suivant : le protoplasma se colore en bleu foncé et paraît assez homogène, rarement vacuolaire ; le noyau est relativement volumineux et formé de fines.

mottes chromatiniennes réparties dans toute l'aire nucléaire ; les nucléoles sont peu nombreux ; la proportion des macronucléocytes en voie de division dans le sang normal, division par mitose, ne dépasse pas 3 à 4 p. 1.000 du nombre total des amibocytes. L'étude vitale de la division cellulaire a été rendue possible in vitro, grâce à l'emploi de l'acide nucléique qui rend impossible la coagulation du sang, sans altérer sensiblement sa composition.

II°. — Les micronucléocytes (Paillot) se distinguent sur des frottis colorés avec le Giemsa, par les caractères suivants : le protoplasma se colore moins intensément qu celui des macronucléocytes ; il est plus ou moins riche en inclusions, principalement au moment des mues, ou pendant les périodes de jeûne ; les inclusions eosinophiles qu'on observe chez beaucoup d'Insectes, paraissent faire défaut chez le ver à soie. Les micronucléocytes jouent le rôle de phagocytes.

III°. — Les cenocytoïdes ont un noyau très petit, un cytoplasma dense et granuleux. Leur rôle est encore inconnu.

IV°. — Les cellules à sphérules sont en nombre très variable ; elles sont parfois même absentes du sang, l'aspect morphologique rappelle beaucoup celui des micronucléocytes ; leur rôle est inconnu.

Le sang du ver à soie diffère du type général en ce que les cenocytoïdes ont un cytoplasma moins homogène, après la coloration au Giemsa, que chez les autres chenilles. On y trouve souvent des plages plus ou

moins étendues, légèrement éosinophiles et non granuleuses. Les cellules sphérulées paraissent absentes.



FIG. 21. — Sang normal de ver à soie ; frottis coloré au Giemsa ; m : micronucléocyte normal et en caryocinèse ; M : macronucléocyte normal et en caryocinèse ; o : Œnocytoïde. (D'après Paillot.)

Après fixation et coloration par les méthodes mitochondriales, les éléments figurés du sang présentent les caractères suivants : les micronucléocytes ont un chondriome formé de chondriocontes et de mitochondries. Les chondriocontes apparaissent sous la forme d'éléments généralement assez courts et relativement épais. Bien que moins nombreuses que les formes filamenteuses, les formes granuleuses où figurent naturellement les coupes transversales des chondriocontes, apparaissent assez abondantes.

Il existe aussi des éléments courts, trapus, parfois recourbés sur eux-mêmes, qui constituent des formes

intermédiaires entre les chondriocontes et les mitochondries.

Les chondriosomes sont souvent disposés en couronne autour de la membrane nucléaire ; mais on les trouve souvent aussi répartis assez irrégulièrement dans le cytoplasme intervacuolaire. La couche protoplasmique périphérique en montre aussi ; on y rencontre parfois quelques modifications morphologiques du calibre des chondriocontes dont certaines sont légèrement renflées soit à leur extrémité, soit en plusieurs points de leur trajet. Elles ont alors un aspect moniliforme, qui peut être interprété comme un début de fragmentation.

Le chondriome des macronucléocytes est à disposition plutôt périnucléaire ; le protoplasma périphérique ne renferme pas de chondriome, ou en renferme beaucoup moins que le protoplasma périnucléaire. Il est constitué par des chondriocontes courts et des mitochondries.

LES CELLULES SANGUINES AU COURS DE LA MUE

AU DÉBUT DE LA MUE

La première modification cytologique importante qui accompagne la mue est l'apparition, dans les micronucléocytes, d'inclusions albominoïdes qui vont sans cesse en augmentant et présentent les caractères suivants : les inclusions sont très fuchsinophiles, arrondies, fusiformes ou en forme de croissant. Paillot et Noel ont démontré que ces formations, tiraient leur origine du chondriome.

et quelquefois au niveau des plus grosses inclusions, la périphérie apparaît comme taillée à pic. Il existe des chondriocotes allongés, renflés à une de leurs extrémités. Il existe aussi d'autres formes de passage. Enfin il existe des mitochondries placées en file constituant ainsi de petites chainettes de grains.

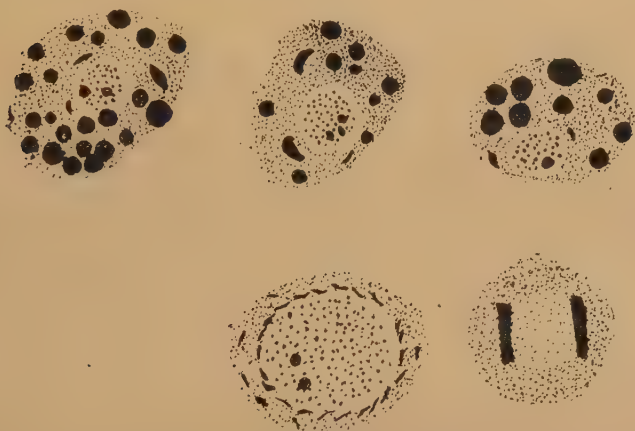


FIG. 22. — Éléments du sang de ver à soie pendant la mue.
En haut : les micronucléocytes ; en bas : division
d'un micronucléocyte, macronucléocyte.

Les macronucléocytes ne présentent pas d'inclusions dans leur cytoplasma pendant la mue et renferment des mitochondries granuleuses et de fins chondriocotes (fig. 22).

Ces chondriosomes tassés autour du noyau l'entourent concentriquement sur plusieurs couches. Quelquefois, mais rarement, on rencontre des filaments isolés dans la portion moyenne du cytoplasme, mais dans la portion périphérique on n'observe ni plaste, ni vacuole intracellulaire. Le chondriome ne semble présenter au-

cun changement morphologique pendant la mue ; son rôle n'a pu être défini.

A ce stade, environ six heures après le début de la mue, on observe une division cellulaire très active parmi les macronucléocytes. La division se fait par mitose. Pendant la division, la chromatine apparaît sous la forme d'un bloc plus ou moins homogène ; on ne distingue aucun centrosome ; l'orientation protoplasmique en fuseau ne peut être mise en évidence.

La plaque équatoriale est représentée par une bande transversale ; celle-ci se divise par simple clivage ; les deux bandes s'éloignent vers les pôles de la cellule ; enfin la cellule s'allonge dans la même direction et finit par se rompre dans la partie médiane, donnant ainsi deux cellules présentant la structure normale avec noyau et chromatine.

AU MILIEU DE LA MUE

On constate une augmentation du nombre des inclusions. Les micronucléocytes apparaissent bourrés complètement d'inclusions. Les mitoses sont beaucoup plus rares.

A LA FIN DE LA MUE

Aussitôt après la mue, les inclusions disparaissent : le chondriome régénéré reprend un aspect normal.

B). Cellules péricardiales.

Les cellules péricardiales sont des éléments cellulaires situés dans le voisinage du sinus péricardial. Elles sont aussi désignées comme Néphrocytes à carminate. Les cellules péricardiales ont été étudiées par Grandi et Kovalewsky (1890) qui les ont considérées comme « un organe d'excrétion acide, excréant le carminate d'ammoniaque ou autres substances colorantes acides et correspondant physiologiquement aux glomérules de Malpighi du rein des vertébrés, tandis que les tubes de Malpighi se comportent comme des organes excréteurs alcalins excréant le carmin d'indigo et correspondant physiologiquement aux tubuli contorti ». Bien plus récemment (1922), Hollande, dont les recherches ont porté sur tous les ordres d'insectes, aboutit, après une critique serrée, à la définition suivante de la cellule péricardiale des insectes, celle que l'on s'accordait à considérer depuis Kovalewsky comme un rein d'accumulation : « la cellule péricardiale, c'est une cellule glandulaire close (glande sanguine), à type de sécrétion mérocrine, possédant la propriété de neutraliser les substances alcalines en excès dans le sang, ainsi que celle d'absorber certains produits colloïdaux (albuminoïdes) de ce sang ; au moyen de ses diastases fonctionnant en milieu acide, elle les dégrade, les transforme en éléments plus simples et finalement les rejette dans le sang à l'état de composés cristalloïdes ».

« que les tubes de Malpighi, en dernier lieu, éliminent
« hors de l'organisme ».

Chez le ver à soie les cellules péricardiales sont groupées en travées plus ou moins allongées ; les cellules sont d'autant plus petites qu'elles sont plus éloignées du sinus cardiaque.

CYTOLOGIE DU TISSU PERICARDIAL EN DEHORS DE LA MUE

Les cellules péricardiales sont en général de petits éléments à structure voisine de celle des cellules adipeuses. Leur cytoplasme renferme un chondriome très abondant, en forme de filaments longs et grêles ou de courts bâtonnets trapus. Les chondriocontes ont le même calibre sur toute leur longueur. On trouve aussi en abondance de petites granulations éparses dans les travées cytoplasmiques.

Le tissu péricardial a été étudié en 1926 par Paillot et R. Noël qui ont constaté pendant la mue l'apparition dans les cellules péricardiales d'édifications acidophiles et la transformation des chondriosomes en plastes albuminoïdes. Les mêmes auteurs ont constaté qu'il existe après la mue deux catégories d'éléments fuchsinophiles dans les cellules péricardiales : 1° des éléments mitochondriaux ; 2° des éléments envacuolés d'origine différente.

LE TISSU PERICARDIAL AU COURS DE LA MUE

AU DEBUT DE LA MUE

Vers la sixième heure après le début de la mue, apparaissent dans les cellules péricardiales, comme dans les cellules sanguines, des édifications fuchsinophiles de 2 à 3 μ de diamètre. Le plus grand nombre de ces inclusions ne paraissent pas être envacuolées. A mesure que la mue avance, le nombre des inclusions augmente. L'apparition de ces inclusions coïncide avec une active division cellulaire.

AU MILIEU DE LA MUE

A mesure que la mue avance encore, les inclusions fuchsinophiles augmentent en nombre et finissent par remplir toutes les cellules. Il est impossible de constater à ce stade la présence de chondriocontes ; il semble que les chondriosomes se transforment presque totalement en plastas.

APRES LA MUE

Aussitôt après la mue, les cellules péricardiales renferment trois sortes d'éléments fuchsinophiles : 1° De gros blocs d'une taille de 3 à 5 μ , sphériques, parfois anguleux. Ils se trouvent tout autour du noyau ; l'ensemble affecte la forme d'un fuseau dont la portion centrale renflée correspond au noyau et dont les extrémités

viennent en contact avec les parties latérales des cellules voisines. 2° Des éléments plus petits, entourés pour la plupart d'un halo : ce sont les grains envacuolés de Paillet et Noël. Ces éléments paraissent être identiques aux grains de ségrégation décrits et figurée par Hollande. 3° Des chondrioontes de calibre uniforme sur toute leur longueur, occupant le cytoplasme intervalculaire ; on trouve aussi des formes modifiées.

C) Appareil respiratoire

Malpighi, en 1669 a montré que les insectes ne se comportent pas autrement que les autres êtres vivants, et présentent comme eux, les mêmes exigences vis à vis de la fonction respiratoire. Ce même auteur découvrait, chez le ver à soie, des canaux très nombreux et très ramifiés, tranchant par leur couleur blanche sur les tissus dans lesquels ils sont plongés : ce sont les trachées. Elles sont remplies d'air et communiquent avec l'extrémité par des orifices, les stigmates.

Le système respiratoire chez les insectes est différent de celui des autres animaux. Comme l'a signalé Cuvier, le sang des insectes ne va pas chercher l'air dans des organes spéciaux, au contraire, c'est l'air qui va à la rencontre du sang dans les différents organes.

Stigmates : chez le ver à soie les stigmates sont disposés latéralement et symétriquement de chaque côté du corps ; ils sont au nombre de 18. Chaque segment, sauf

les 2^e et 3^e segments thoraciques en a une paire. Leur forme est ellipsoïde et ils sont composés de deux lèvres chitineuses mobiles commandées par un système musculaire spécial. En état de repos les stigmates sont fermés ; ils s'ouvrent dans une chambre sous-stigmatique.

Trachées : Font suite immédiatement à la chambre sous-stigmatique ; deux troncs longitudinaux anastomosés avec ceux aboutissant aux stigmates voisins forment un long tube qui s'étend sur toute la longueur du corps. En arrière du stigmate, on trouve une autre catégorie de troncs plus fins qui se réduisent en un grand nombre de trachées de plus en plus fines, se rendant dans les divers organes et tissus.

Structure des trachées.

Structure des trachées : Elles sont constituées par trois couches : 1^e Une couche interne chitineuse (Intima) 2^e Une couche moyenne cellulaire (couche chitinogène) et extérieurement, une membrane basale. La couche chitineuse est formée de chitine rigide enroulée en spirale ; la disposition est la même que celle qu'on observe dans la trachée végétale avec des épaisissements spirales. Le diamètre de la lumière diminue progressivement à partir du stigmate. Dans les fines terminaisons l'épaissement spiralé chitineux a presque disparu.

La couche cellulaire ou chitogène est formée de cellules aplaties ; l'épaisseur de cette couche épithéliale augmente en raison inverse du diamètre de la lumière de la trachée, c'est-à-dire que vers les stigmates on

trouve une mince couche épithéliale ; au fur et à mesure que le diamètre du tube trachéal diminue, l'épaisseur de l'épithélium augmente.

Le protoplasme des cellules épithéliales est plus ou moins vacuolaire, et contient de longs chondriocontes, de courts bâtonnets, et des grains mitochondriaux disposés dans toute la couche protoplasmique. Leur noyau est arrondi, quelquefois ovale, renfermant de très petits grains de chromatine dispersés régulièrement dans le noyau et 2 à 4 nucléoles fuschinophiles.

APPAREIL RESPIRATOIRE AU COURS DE LA MUE

Le renouvellement de la couche chitineuse pendant la mue a été vu par plusieurs auteurs.

Au début de la mue on constate une augmentation de volume de la cellule épithéliale de la trachée, en même temps que le diamètre du tube trachéal subit un changement analogue. Ces augmentations de diamètre déterminent la séparation de la couche chitineuse de l'épithélium. A ce moment, dans le protoplasme apparaissent un grand nombre de vacuoles, dont quelques-unes s'ouvrent à la surface de la cellule épithéliale, et versent leur contenu entre la couche chitineuse et l'épithélium. A mesure que la mue avance, cet espace augmente, et se trouve rempli par le liquide secrété par la couche épithéliale. Ce liquide n'a pas l'aspect d'un liquide exuvial comme dans le tégument et ne se coagule pas sous l'action des fixateurs.

M. Motori Sakurai a signalé, que les glandes trachéales qui se trouvent dans la paroi trachéale de toute

une série de larves de Lépidoptères, jouaient un rôle actif dans la mue. Cette hypothèse ne nous paraît pas démontrée d'une manière absolue, car ces glandes trachéales chez le Ver à soie, n'ont pas de relation directe avec les trachées.

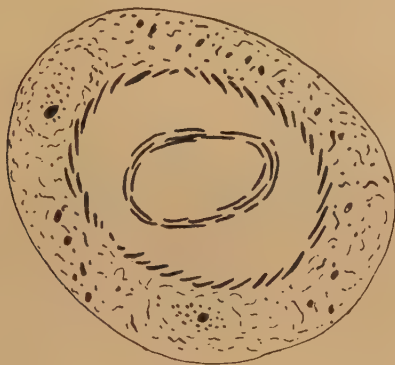


FIG. 23. — Mue trachéale : l'ancienne couche chitineuse est rejetée dans la lumière.

A un moment donné, quand la mue avance encore, la couche chitineuse se détache complètement de l'épithélium. A ce stade, on voit se former de nouveau de grosses vacuoles dans le cytoplasme. C'est le début d'une nouvelle formation de chitine. Les vacuoles avancent vers la lumière et y déversent leur contenu. Un peu plus tard la formation de cette nouvelle couche chitineuse s'achève et la vieille chitine à structure spiralée reste dans la lumière, et sera éliminée (fig. 23). A ce moment, les vacuoles qui se trouvent dans le cytoplasme disparaissent complètement.

La vieille couche chitineuse, vers la fin de la mue, disparaît dans toutes les trachées.

Il semble que la présence d'un liquide entre la cuticule et la couche épithéliale, facilite le détachement de la couche chitineuse et son élimination, avec la mue tégumentaire. Quand le ver se débarrasse de son ancien revêtement chitineux, on voit, attaché sur celui-ci, des stigmates et quelques troncs principaux. Du reste, la chitine s'élimine après quelque temps.

Pendant la nouvelle formation de la couche chitineuse dans les trachées, il y a aussi régénération des stigmates par les cellules épidermiques de la larve.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De nos recherches sur les modifications cytologiques qui caractérisent le phénomène de la mue, nous pouvons tirer les résultats suivants :

1. — On constate au début de la mue une active multiplication des cellules hypodermiques, qui a pour conséquence une augmentation de surface de la couche hypodermique ; celle-ci se plisse et se détache de la cuticule.

2. — Après le décollement de la vieille cuticule, des vacuoles remplies de liquide, apparaissent dans la partie basale des cellules hypodermiques ; le contenu vacuolaire est déversé à la surface et se condense pour former la nouvelle cuticule. Le chondriome émigre vers la partie apicale de la cellule. Une nouvelle formation de vacuoles a lieu dans la partie apicale de la cellule hypodermique après disparition des premières : le contenu liquide de ces nouvelles vacuoles contribue à l'épaississement de la cuticule.

3. — On constate le réveil de l'activité fonctionnelle des glandes exuviales quelque temps avant le début de

la mue. Au point de vue cytologique, ce réveil est marqué par l'apparition de vacuoles. On constate, de plus une hypertrophie considérable de la couche cytoplasmique de ces éléments.

Ils font hernie à l'intérieur de la cavité centrale. Le chondriome se condense autour des vacuoles, mais ne semble pas présenter de modifications morphologiques.

4. — Pendant la mue, le liquide exuvial est déversé par le canal excréteur qui s'ouvre entre la couche hypodermique et la cuticule. Le contenu vacuolaire des glandes des deux dernières paires est fortement fuchsinophile et se déverse plus tardivement que celui des glandes antérieures. Après déversement du liquide, la structure des glandes exuviales redevient normale.

5. — Les glandes exuviales secrètent un liquide riche en urates, en oxalates et en carbonates ; elles fonctionnent donc comme des organes excréteurs, et semblent suppléer les tubes de Malpighi ; en réalité cependant, ceux-ci, contrairement à ce que pensent la plupart des auteurs, fonctionnent normalement au cours de la mue.

6. — Le muscle est attaché directement à la cuticule. Pendant la mue, le liquide élaboré par les cellules hypodermiques s'étale sur les tendons musculaires ; la cuticule qui prend naissance à ce niveau est plane

7. — Les poils se détachent avec l'ancienne cuticule. Pendant la mue de nouveaux poils se forment à l'emplacement des anciens et restent entre les deux cou-

ches cuticulaires ; ils se redressent après le rejet de l'ancienne cuticule.

8. — Dans la partie antérieure du tube digestif, on constate des phénomènes analogues à ceux observés dans l'hypoderme, en particulier, la formation de vacuoles dont le contenu est utilisé pour former la nouvelle cuticule. On n'observe pas de divisions cellulaires comme dans l'hypoderme.

9. — Dans l'intestin moyen, il y a régénération de la couche épithéliale par les cellules de remplacement visibles normalement dans la partie basale de l'épithélium.

10. — Après chaque mue, régénération de la membrane péritrophique aux dépens des plateaux cellulaires qui se détachent en bloc de l'épithélium. Un nouveau plateau strié apparaît à la partie apicale des nouvelles cellules épithéliales.

11. — Au début de la mue, le chondriome des cellules épithéliales de l'intestin moyen dégénère au moment de la desquamation. Après la mue, on observe également, dans la partie apicale des cellules reconstituées ; une nouvelle dégénérescence du chondriome ; ce phénomène précède le détachement du plateau strié qui construira la membrane péritrophique.

12. — L'intestin postérieur est le siège de modifications semblables à celles observées dans l'intestin antérieur. Dans la région absorbante, on constate une destruction des canalicules apicaux, une émigration des

chondriosomes autour du noyau et la formation des vacuoles sous-cuticulaires pour la nouvelle formation de la cuticule.

13. — L'activité sécrétoire des glandes salivaires s'arrête pendant la mue ; elles changent leur cuticule et on voit la formation de la nouvelle couche chitineuse par le fonctionnement des vacuoles suivant un processus tout à fait analogue à celui existant dans d'autres parties du corps.

14. — Dans le tissu adipeux, en dehors des modifications relatives à l'élaboration des plastes albuminoïdes qui remplissent les cellules adipeuses pendant la mue, on constate une multiplication cellulaire (mitose) très active pendant toute la durée de celle-ci. On constate aussi la diminution de la graisse dans le tissu adipeux, pendant la mue. Les lipoïdes ne diminuent pas sensiblement. Le glycogène, très abondant au début de la mue, disparaît pendant la formation de la nouvelle cuticule ; il semble donc contribuer à cette élaboration.

15. — Les tubes de Malpighi fonctionnent normalement pendant toute la durée de la mue. Nous avons mis en évidence trois stades dans ce fonctionnement : d'abord changement de forme des chondriosomes qui donnent naissance à des inclusions fuchsinophiles. Les membranelles qui donnent à la paroi une fausse apparence ciliée sont bien développées ; puis les inclusions augmentent : des cristaux apparaissent entre les membranelles ; enfin les cristaux sont éliminés avec les membra-

nelles qui se détachent. Une nouvelle formation de membranelles suit cette destruction.

16. — On constate au début de la mue une active multiplication des éléments du sang ; les plastes albuminoïdes, qui se forment dans les micronucléocytes, apparaissent avant ceux des cellules adipeuses. Tout de suite après la mue, les plastes disparaissent.

17. — Il y a des divisions cellulaires dans les cellules péricardiales au début de la mue et élaboration de substances de réserves analogues à celles qui se forment dans les cellules adipeuses et sanguines.

18. — On observe dans les trachées des phénomènes analogues à ceux constatés dans l'hypoderme et les parties antérieure et postérieure du tube digestif, notamment l'apparition de vacuoles dont le contenu se déverse à la surface interne des cellules trachéales. D'autres vacuoles, dont l'apparition précède ces dernières, peuvent être observées au début de la mue ; le liquide qu'elles renferment facilite le décollement de la vieille cuticule.

BIBLIOGRAPHIE

ANGELO MAESTRI. — Frammenti anatomici, fisiologici e patologici sul baco da seta. Pavia, 1856.

ANGLAS. — De l'origine des cellules de remplacement de l'intestin chez les *Hyménoptères*. *C. R. Soc. Biol.*, LVII, T. I, 1904.

BALBIANI E. G. — Etudes anatomiques et histologiques sur le tube des *Cryptops*. *Arch. de zool. exper.*, 2^e série, T. VIII, 1890.

BATAILLON E. — Nouvelle recherche sur les mécanismes de l'évolution chez le *Bombyx mori*. *Revue Bourg. de l'Ins. sup.*, IV, N^o 3, 1893.

— La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif. *Bull. scient. Fr. et Belg.*, T. XXV, 1893, 18-55.

BATAILLON et COUVREUR. — La fonction glycogénique chez le ver à soie pendant la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, 1892.

BERLESE A. — Gli insetti. Milano, 1909.

BLANC L. — La tête du *Bombyx Mori* à l'état larvaire. *Rap. Lab. d'Et. de la soie*, Lyon, 1890.

BORDAS. — Sur l'appareil digestif de quelques Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, 1902.

— Les tubes de Malpighi des *Hyménoptères*. *Bull. Scient. Fr. et Belg.*, T. 26, 1895.

- L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des larves de *Lépidoptères*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, T. XIV, 1911.
- BOUNOURE L. — Aliments, chitine et tube digestif chez les *Coléoptères*. *Thèse Paris*, 1919.
- CHATIN. — Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves de *Libellules*. *C. R. Ac. des Sc.*, T. CXIV, 1892.
- CHATTON E. — Les membranes pérित्रophiques des *Drosophiles* (*Diptères*) et des *Daphnies* (*Cladocères*) ; leur génèse et leur rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Sc. Zool. de France*, T. XLV, 1920.
- CORNALIA E. — Monografia del Bombice del gelso. Milano, 1855.
- CHOLODKWSKY.* — Sur les vaisseaux de Malpighi chez les *Lépidoptères*. *C. R. Acad. des Sc.*, T. 98, 1884.
- Contribution à l'anatomie et à la Morphologie des vaisseaux de Malpighi des *Lépidoptères*. *C. R. Acad. des Sc.*, T. 99, 1884.
- Sur la morphologie de l'appareil urinaire des *Lépidoptères*. *Arch. Biol.*, T. 6, 1887.
- COUVREUR E. — Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le ver à soie pendant la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, 1895.
- CUÉNOT. — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. de Biol.*, T. 14, 1896.
- La région absorbante dans l'intestin de la Blatte. *Arch. de Zool. Exper.*, 3^e série, T. VI, 1898.
- DUBOIS R. et COUVREUR. — Etudes sur le ver à soie pendant la période nymphale. *Soc. tiennéenne de Lyon*, 10 juin 1901.
- DUBOSCQ O. — Recherches sur les Chilopodes. *Arch. Zool. Exper.*, 3^e série, T. 6, 1898, 481-654.
- DUFOUR L. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les insectes. *Ann. Sc. Nat.*, 1834, 1835, 1852.

FOA Anna. — L'epitelio dell'intestino medio nel baco da seta e in quello malato di flaccidezza. *R. Istituto bacologico della R. Scuola superiore d'agricoltura in Portici*, Vol. III, 1916.

GILSON E. — De la présence de la chitine dans les membranes cellulaires des champignons. *C. R. Acad. des Sc.*, T. CXX, 1895.

GOLDNER J. — Le problème de la régénération de l'épithélium intestinal. *Bull. d'Histologie appliquée à la physiologie et à la pathologie*, Lyon, T. VI, N° 2, 1929.

GRANDORI R. — Il filugello e le industrie Bacologiche. Milano, 1924.

HENNEGUY L. F. — Les insectes. Paris, 1904.

HOLLANDE. — La cellule péricardiale des insectes. *Arch. Anat. Micr.*, T. 18, 1922.

HUXLEY Th. — *L'Ecrevisse*. Introduction à l'étude de la zoologie. Paris, 1880.

KIRCHE. — Das glycogen in den geweben des flusskrebsses. *Dissert.*, Bonn. 1886.

KUNCKEL D'HERCULAIS J. — La mue chez les insectes considérée comme moyen de défense contre les parasites végétaux ou animaux. Rôles spéciaux de la mue trachéale et de la mue intestinale. *C. R. Acad. Sc.*, T. CXXVIII, 1899.

— Du rôle de l'aire dans le mécanisme physiologique de l'éclosion des mues et de la métamorphose chez les insectes Orthoptères de la famille des Acridides. *C. R. Acad. des Sc.*, T. CX, 1890.

LANGERON. — *Précis de Microscopie*. Paris, 1925.

LÉGER L. et DUBOSCQ. — Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. *Arch. Zool. Exper.*, T. 10, 1902.

LÉGER et HAGENMULLER. — Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères ténébrionides. *C. R. Soc. de Biol.*, II^e série, T. 1, 1899.

- MAILLOT et LAMBERT. — Traité sur le ver à soie du mûrier et sur le mûrier. Montpellier, 1906.
- MARCHAL P. — Acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. *Mém. Soc. Zool. de France*, Vol. III, 1889.
- Sur la motilité des tubes de Malpighi. *Bull. Soc. Entom. de France*, T. LXI, 1892.
- Remarque sur la fonction et l'origine des tubes de Malpighi. *Bull. Soc. Entom. de France*, T. 65, 1896.
- Physiologie des insectes. Dictionnaire de Physiologie de Richet, p. 273, 1913.
- MAYET (Valéry). — Une nouvelle fonction des tubes de Malpighi. *C. R. Acad. des Sc.*, T. 122, 1896.
- MIRANDE M. — Sur la présence d'un corps réducteur dans les téguments chitineux des Arthropodes. *Arch. Anat. Mic.*, T. VII, 1905.
- MOZZICONACCI. — Le ver à soie du mûrier. Paris, 1921.
- LASSEIGNE, J. L. — Sur le tissu tégumentaire des insectes des différents ordres. *C. R. Acad. Sc.*, T. XVI, 1843.
- LECAILLON A. — Sur la variabilité de la pigmentation et la théorie des mutations considérées chez le Bombyx Mori. *C. R. de séance de la Soc. Biol.*, T. XCI, 1924.
- LEDDERHOSE G. — Ueber chitin und seine Spaltungsprodukte. *Zeitschr. physiol. chemie*, Bd. II, 1878, p. 213-227.
- NAZARI. — Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *Bombyx Mori*. *Ricerche Labo. Anat. Roma*, vol. 7, 1899-1900, p. 75-85.
- NOËL, R. — Que deviennent les chondriomes après l'élaboration des granulations intracellulaires ? *Bull. Hist. Lyon*, n° 11, 1924.
- NOËL R. et MANGENOT G. — Les fonctions élaboratrices du chondriome. Etat actuel de la question. *Bull. d'Hist. appliquée*, T. II, 1925, p. 302-316.
- NOËL R. et PAILLOT A. — Sur le chondriome des cellules péri-cardiales du Bombyx du mûrier et de *Pieris brassicæ*. *C. R. Soc. Biol.*, T. XCV, 1926, p. 43.

- ODIER A. — Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des insectes. *Mém. Soc. Hist. nat.*, Paris, T. I, 1823.
- OFFER Th.-R. — Ueber chitin. *Biochem. Zeitschr.*, Bd. VII, 1907, 117-127.
- PACKARD. — Text book of Entomology. London, 1898.
- PAILLOT A. — Sur les altérations cytoplasmiques et nucléaires au cours de l'évolution de la grasserie du ver à soie. *C. R. Acad. Sc.*, T. CLXXX, 1925.
- PAILLOT A. — Les maladies du ver à soie (grasserie et dysenteries). Lyon, Edition du Service photographique de l'Université, 1928.
- PAILLOT et NOËL R. — Recherches histo-physiologiques sur divers tissus de *Bombyx mori* et de *Pieris brassicae*. Extrait du Bull. d'Hist. appliquée, Lyon, 1928.
- PANTEL J. — *Thrixion Halidayanum* Rend. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La cellule*, T. XV, 1898, 1-290.
- PELIGOT, Eug. — Sur la composition de la peau des vers à soie. *C. R. Acad. Sc.*, T. XLVII, 1858, 1034-1039.
- PÉREZ, Ch. — Signification phylétique de la nymphe chez les insectes métaboles. *Bull. scient. Fr. et Belge*, T. XLIV, 1910, 221-234.
- PICORINI L. et TEODORO G. — Lezione di biologia applicata alla sericoltura, Vol. I et II, Padova, 1921.
- PLATEAU F. — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. *Mémoire Acad. roy. Belge*, 2^e série, T. XLI, 1^{re} partie, 1874, p. 1-124.
- Sur la digestion chez les insectes. Remarques à propos d'un travail de M. Jousset. *C. R. Acad. Sc.*, T. LXXXII, 1876, p. 340-342.
- Notes sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte américaine (*Périplesia americana* L.). *Bull. Acad. roy. Belg.*, 2^e série, T. XLI, 1876, p. 1206-1233.
- POLICARD A. — Attitude fonctionnelle du chondriome de la

- cellule hépatique. Rapports des chondriosomes et du noyau. *C. R. Soc. Biol.*, T. I, 1912.
- Rôle du chondriome dans la formation de cristaux intracellulaires de la cellule hépatique. *C. R. Soc. Biol.*, T. I, 1912.
- *Précis d'Histologie physiologique*. 2^e édition, Doin, édit., Paris, 1928.
- PRENANT A. — Les appareils ciliés et leurs dérivés. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1912, 1913, 1914, 1919.
- QUERTON L. — Du mode de formation des membranes cellulaires. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, T. VII, 1899, 529-538.
- SCHINDLER. — Beiträge zur kenntniss der Malpighischen gefäße des insekten. *Zeitscher. F. Wissensch. Zoologie*, 1878.
- SCHMIDT C. — Zur vergleichenden physiologie der Wirbellosen. Eine physiologisch-chemisch Untersuchung. Braunschweig, 1845.
- SCHNEIDER. — Ueber den Darm kanal der insekten. *Zool. Beiträge*, Bd. II, Heft. I.
- SCHOLL, E. — Die Reindarstellung des chitins aus *Boletus edulis*, Sitzungsber. *K. Akad. Wien., math.-nat. Kl.*, Bd. CXVII, Abt. I, 1908, 547-560.
- SCHRODER (Chr.). — Handbuch der Entomologie. Bd. I, Zweite Liefer. Gustav Fischer, Iéna, 1913.
- SIRODOT. — Recherches sur les sécrétions chez les insectes. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4^e série, T. X, 1858, 141-189 et 251-334.
- SUN PEN-TSON. — Recherches cytologiques sur les cellules intestinales du ver à soie. Lyon, Thèse, 1928.
- TEODORO, G. — Sul tegumento della larva del Bombyx Mori, *Atti Ac. Vene. Ent. Staz. Padova*, vol. XIX, 1923.
- TOWER. — Observation on the structure of exuvial glands and the formation of the exuvial fluid in insects. *Zool. Anz.* XXV band. N^o 673-674, 1902, 466, Leipzig.
- VAN GEHUHTEN. — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. (Dipt). *La Cellule*, T. VI, 1890.

- VANEY C. — Contribution à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères. *C. R. Ac. Sc.*, CXXXI, 1902.
- VANEY et MAIGNON. — Variations subies par le glucose, le glycogène, la graisse et les albumines solubles au cours des métamorphoses du ver à soie. *C. R. Acad. Sc.*, T. CXL, 1905, 1192-1195.
- VANEY C. et MAIGNON F. — Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du ver à soie. *Laboratoire d'études de la soie*, Lyon, vol. XII, 1906, 64.
- Influence de la sexualité sur la nutrition du Bombyx Mori aux dernières périodes de son évolution. Localisation du glycogène, des graisses et des albumines solubles au cours de la nymphose. *Ibid.*, T. CXL, 1905, 1280-1283.
 - Influence de la sexualité sur la nutrition du Bombyx Mori. *C. R. Assoc. Franç. Avanc. Sc.*, 35^e session, Lyon, 1906, 465-469.
- VENEZIANI. — Valore morfologico e fisiologico dei tubi Malpighiani. *Redia*, vol. II, 1905, 177.
- VERSION E. — L'évolution du tube intestinal chez le ver à soie. *Arch. Ital. de Biol.*, 1898, 360.
- Il meccanismo delle mute nei suoi rapporti con le pratiche dell'arte. *Bull. Mens. Bachicoltura*, Padova, 1893.
 - Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. *Publ. Ana. d. R. stazione Bacol. di Padova*, V, 1890.
 - Intorno all'umore che determina il distacco della spogila nelle mute degli insetti. *Ann. stazione Bacol.*, vol. XXX, 1902.
 - Contribuzione di una piu esatta concetto delle ghiandole esuviali nel Bombyx Mori. *Ann. R. Stazione Bacol. Padova*, vol. X.
 - Tessuti ghiandolari che il filugello alberga nei suoi seni circolatori. *Ann. R. Staz. Bacol.*, vol. XXVIII, Padova, 1899.
 - Le appendice ghiandolari del seriterio Bombicino il significato di esse nei processi esuviali. *Ibid.*, vol. XXXVII.

- Ancora degli elementi ghiandolari che il filugello alberga nelle sue lacune interviscerale. *Ibid.*, vol. XXXV, 1907.
 - Observations on the exuvial glands and the formation of the exuvial fluid in insects. *Zool. Anz.*, 25 Bd, N° 68, 1902, 652-654.
 - Il filugello e l'arte di governarlo. Milano, 1917.
 - Di una serie di nuovi organi secretori (le glandole delle mute). *Ricerche Anat. ed Istologiche sul filugello*, Padova, 1890.
 - Intorno all'umore che determina il distacco della spoglia nelle mute degli insetti. *Ann. Staz. Bocol. Padova*, vol. XXX, 1903, 17-32.
- VIALLANES H. — Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. *Ann. d. Sc. Nat.*, 6^e série, T. XIV, 1882.
- VIEIL P. — Sériciculture. Paris, 1920.
- VIGNON P. — Recherches sur l'histologie du ver à soie. *Bull. Soc. Zool. France*, T. XXVI, 1901, 8.
- Recherches sur l'épithélium. *Arch. Zool. et Gén.*, 3^e série, T. IX, 1901, 371-715.
- Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus*. *C. R. Acad. des Sc.*, 1899, 1596.
- VITZOU, A. N. — Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. Exper. et Gén.*, T. X, 1882, 451-579.
- YAO-NAN. — Recherches histologiques sur les tubes de Malpighi chez le ver à soie du mûrier. Thèse, Lyon, 1928.
-

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	9
--------------------	---

CHAPITRE PREMIER

Historique et généralités sur le phénomène de la mue	11
Technique	19

CHAPITRE II :

Téguments et glandes exuviales.	
1) Etat normal	23
2) Pendant la mue	25
Les glandes exuviales leur rôle	26
a) Les glandes exuviales en dehors de la mue	29
b) Les glandes exuviales au début de la mue	30
c) Considérations sur l'histophysiologie de la glande exuviale	37
3) Hypoderme au milieu de la mue.	
Mode d'insertion des muscles	39

Poils	42
-------------	----

CHAPITRE III :

Disposition générale du tube digestif.	
Intestin antérieur	45
Pharynx.	
OEsophage.	
Intestin moyen	47
Mésintestin antérieur.	
Mésintestin moyen.	
Mésintestin postérieur.	
Intestin postérieur	50
Intestin grêle.	
Région absorbante.	
Rectum.	
Le tube digestif au cours de la mue.	
Intestin antérieur au cours de la mue	52
Intestin moyen au cours de la mue	53
Régénération épithéliale	53
Origine de la membrane péritrophique..	58
Intestin postérieur au cours de la mue	61
Glandes salivaires	64

CHAPITRE IV :

Le tissu adipeux	69
Etat normal du tissu adipeux du ver à soie	71
Le tissu adipeux au cours de la mue	72
Le tissu adipeux au début de la mue	72
Le tissu adipeux au milieu de la mue	74
Le tissu adipeux après la mue	75

La graisse et les lipoides au cours de la mue	76
Rapport de l'alimentation et de la graisse du corps adipeux	79
Le glycogène au cours de la mue	83

CHAPITRE V :

Tubes de Malpighi	91
Structure des tubes de Malpighi	93
Pédicule	93
Vésicule	94
Confluent	94
Les segments ou tubes proprement dits, leur fonctionnement au cours de la mue	95

CHAPITRE VI :

A) Le sang	107
Etat normal	107
Les cellules sanguines au cours de la mue	110
Au début de la mue.	
Au milieu de la mue.	
A la fin de la mue.	
B) Cellules péricardiales	113
Cytologie du tissu péricardial en dehors de la mue	114
Le tissu péricardial au cours de la mue	115
Au début de la mue.	
Au milieu de la mue.	
Après la mue.	

C) Appareil respiratoire	116
Structure des trachées	117
Appareil respiratoire au cours de la mue ..	118
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	121
BIBLIOGRAPHIE	127

SECONDE THESE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Les Races de Vers à Soie.

Les Membres du Jury :

C. VANEY. A. POLICARD. R. NOËL.

Vu et permis d'imprimer.

Lyon, le 27 Avril 1929.

Le Recteur,

Président du Conseil de l'Université :

JH. GHEUSI

Vu et approuvé.

Pour le Doyen,

L'Assesseur :

KOEHLER.

Légendes des Planches hors texte

1. — *Les cellules épithéliales du tube digestif moyen en pleine desquamation au cours de la mue.*
 2. — *Corps adipeux du ver à soie au début de la mue.*
 3. — *Corps adipeux à la 18^e heure de la mue.*
 4. — *Corps adipeux à la 30^e heure de la mue.*
 5. — *Corps adipeux après la mue.*
 6. — *Corps adipeux au moment de la montée.*
-

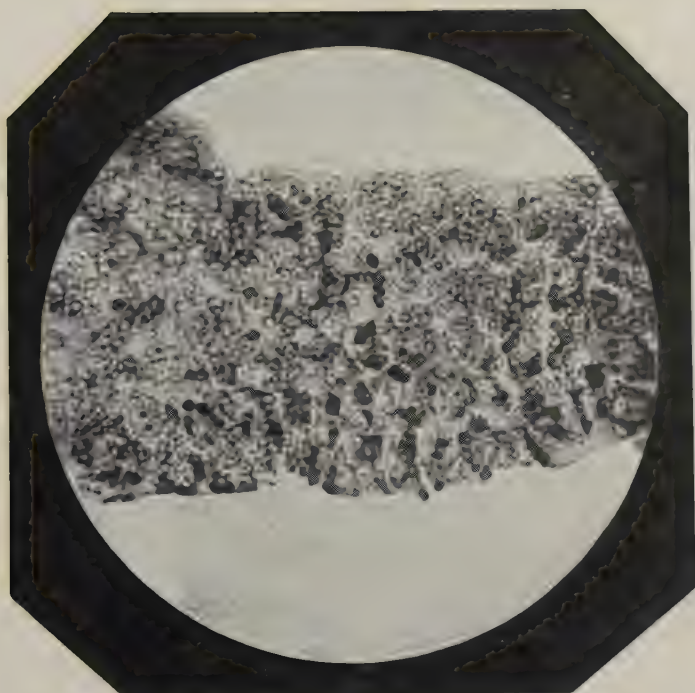
1



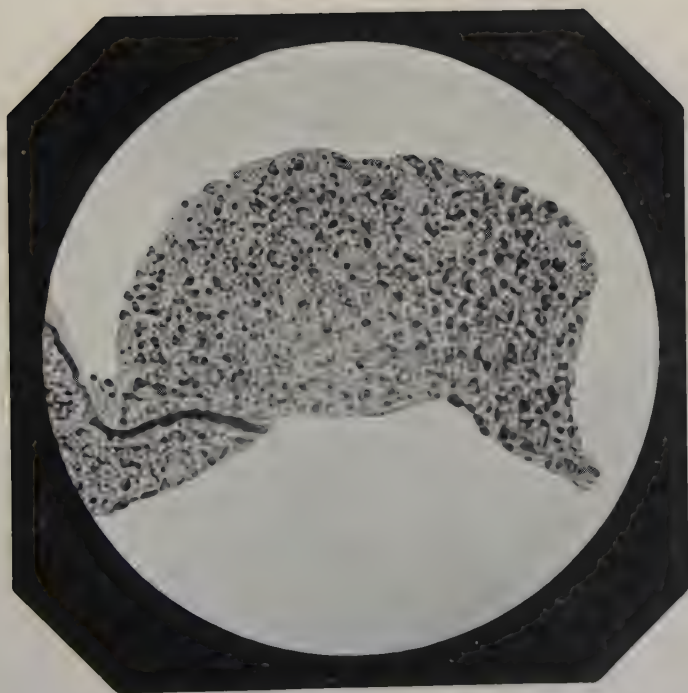
2



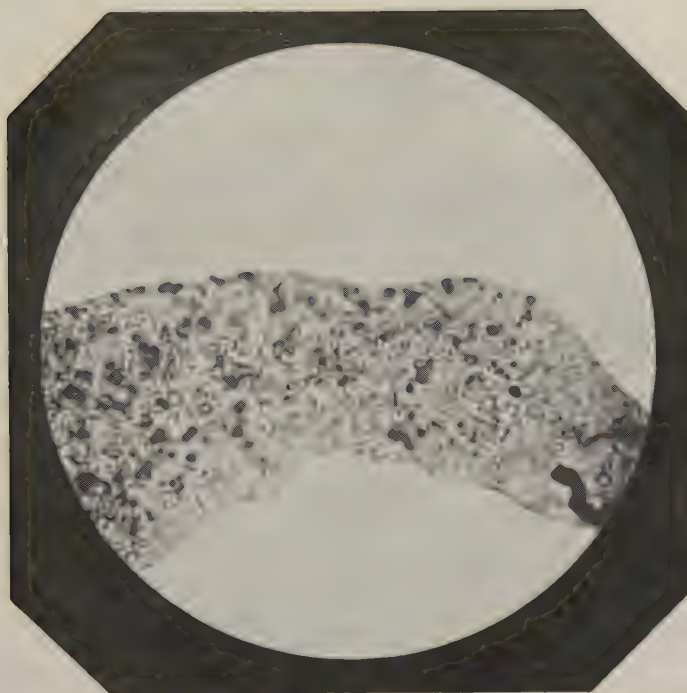
3



4



5



6

